



Evaluation et développement d'un modèle de la mémoire épisodique reposant sur un processus de mise à jour égocentrée

Mélanie Cerles

► To cite this version:

Mélanie Cerles. Evaluation et développement d'un modèle de la mémoire épisodique reposant sur un processus de mise à jour égocentrée. Médecine humaine et pathologie. Université Grenoble Alpes, 2015. Français. NNT : 2015GREAS003 . tel-01179835

HAL Id: tel-01179835

<https://theses.hal.science/tel-01179835>

Submitted on 23 Jul 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : **Sciences cognitives, Psychologie et NeuroCognition**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Mélanie CERLES

Thèse dirigée par **Stéphane Rousset**

Préparée au sein du **Laboratoire de Psychologie et NeuroCognition (CNRS UMR 5105)**

Dans l'**École Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et l'Environnement**

Évaluation et développement d'un modèle de la mémoire épisodique reposant sur un processus de mise à jour égocentrée

Thèse soutenue publiquement le **27 Avril 2015**,

devant le jury composé de :

M. Rémy VERSACE

Mme Pascale PIOLINO

M. Denis BROUILLET

Mme Pamela BANTA-LAVENEX

M. Stéphane ROUSSET

PU, Université Lumière Lyon 2

PU, Université Paris Descartes

PU, Université de Montpellier 3

1^{ère} assistante, Université de
Lausanne

MC, Université Grenoble Alpes

Président

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur



Résumé

La mémoire épisodique donne la capacité de voyager mentalement dans son propre passé. En cela, elle permet de faire fi du temps qui passe pour pouvoir revivre des événements passés. Ce travail de thèse évalue l'hypothèse selon laquelle la mémoire épisodique et la sensation de revivre un événement passé (i.e., conscience auto-noétique) sont basées sur une fluence dans la reconstruction de l'épisode, reconstruction impliquant une mise à jour égocentrée. Cette proposition est développée dans le modèle de Gomez et collaborateurs (Gomez, Rousset & Baciú, 2009) qui propose que la mise à jour égocentrée permette de ré-instancier un point de vue spatialisé égocentré sur l'évènement remémoré. Ce travail de thèse a amené de nouveaux arguments en faveur de ce modèle, en évaluant à la fois l'approche attributionnelle de la mémoire épisodique et le lien fonctionnel entre la mise à jour égocentrée en ligne et la mémoire épisodique. Une première série d'études met en évidence une influence de la fluence du processus de mise à jour égocentrée sur la conscience auto-noétique. L'augmentation artificielle de la fluence de mise à jour égocentrée, lors de la reconnaissance, augmente le sentiment de conscience auto-noétique et ce uniquement lorsque la reconnaissance implique une reconstruction. Une seconde série d'études permet de mettre en évidence un effet d'interférence du processus de mise à jour égocentrée en ligne sur la récupération épisodique. Actualiser sa position dans l'espace lors d'un déplacement a beau être un processus automatique, cela ralentit spécifiquement le rappel de source. Enfin, une étude impliquant des patients atteints de la maladie d'Alzheimer, met en évidence une dissociation entre les compétences en mise à jour égocentrée chez ces patients. Ces résultats sont discutés dans le cadre du modèle de Gomez et collaborateurs et en regard d'une conception incarnée et située de la cognition.

Mots-clés : Mémoire épisodique, Conscience auto-noétique, Mise à jour égocentrée, Déplacement de soi, Fluence, Reconstruction, Attribution, Interférence.

Abstract

Episodic memory makes it possible to mentally travel back in our own past; it breaks the law of the unidirectionality of time, and allows us to mentally relive past events. The main goal of this work was to investigate whether episodic memory and the subjective feeling of reliving a past event (i.e., *autonoetic consciousness*) arise from the fluency of the reconstruction process of the event. This reconstruction would involve the process of egocentric spatial updating with self-motion. This hypothesis was first developed in Gomez and colleagues' model (Gomez, Rousset, & Baciú, 2009) that suggests that egocentric updating re-instances an egocentric spatial point of view on the remembered event. The present work brings additional behavioral evidences to this model by assessing both the conception of attributional episodic memory and the functional link between online egocentric updating with self-motion and episodic memory. A first set of studies showed that enhancing artificially the fluency of the egocentric updating process, during the recognition phase, increased *autonoetic consciousness*. Moreover, such phenomenon only happened when recognition involved a reconstruction process. A second set of studies showed that performing an online egocentric updating with self-motion interfered with remembering. Although the updating of its own position through self-motion is automatic, it specifically slows down source recall. Finally, a last study showed a dissociation between preservations of and deficits of egocentric spatial updating abilities in patients suffering from Alzheimer's disease. The results of these studies are discussed in the context of Gomez and colleagues' model, and in terms of embodied and situated cognition.

Key words: Episodic memory, *Autonoetic consciousness*, Egocentric spatial updating, Self-motion, Fluency, Reconstruction, Attribution, Interference.

Financement

Cette thèse a été financée par une allocation de recherche du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. Elle a été réalisée au sein du Laboratoire de Psychologie et NeuroCognition (CNRS UMR 5105) et de l'Ecole Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition, et l'Environnement.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse Stéphane Rousset pour m'avoir donné l'opportunité de travailler sur ce sujet. Merci Stéphane pour m'avoir aussi bien formée à la recherche, merci pour votre suivi quasi quotidien, pour votre grande patience et votre aptitude à me refreiner quand je commence à m'emballer. Merci aussi de m'avoir fait confiance dans la gestion de cette thèse et de m'avoir permis de former à mon tour d'autres étudiants. Un énorme merci à Alice dont je dois citer le nom plus de 200 fois dans cette thèse, merci pour ta gentillesse et pour m'avoir permis de croire en moi quand je débute et pour ton amitié maintenant.

Je remercie les membres du jury, Pascale Piolino, Denis Brouillet, Pamela Banta-Lavenex et Rémi Versace d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Merci à tous ceux qui ont collaboré sur cette thèse et sans qui rien n'aurait pas été pareil, Annik Charnallet et Olivier Moreaud, les étudiants de master Sophie Morel, Anaïs Brugnon, François Foester et Marie-Pierre Bordaz, ainsi qu'un grand merci à Eric Guinet grâce à qui mes rêves de manip deviennent réalité, et à Gilles pour les supers posters ! De même, rien n'aurait été possible sans les participants des études. Un immense merci également à Françoise Bonthoux pour la relecture de ce manuscrit.

Merci au LPNC de m'avoir accueillie et m'avoir fourni des conditions de travail optimales pour mener cette thèse à bien. Un grand merci à ses directrices Sylviane Valdois et Monica Baciou ainsi qu'aux secrétaires Claire Leroy, Guylaine Omnès et Karima Domingues. Merci également aux membres permanents du LPNC pour faire de ce laboratoire un endroit aussi agréable, pour leur grande disponibilité pour les questions d'enseignement et de recherche, et puis, quand même, pour les bières au Martin's !

Le LPNC ne serait pas ce qu'il est sans les doctorants, qu'ils soient encore là ou pas. Merci aux anciens qui m'ont intégrée et fait aimer le bureau 222bis, Ben M, Anne T, H2B, Yanika, Marcela, Nico Mathieu., Ben F., Solène, Lucie, Mathilde. Un merci spécial à Anne qui réussit à transformer mon franglais en un anglais correct. Merci à Sabine, Pauline et Nico Morgado pour ces trois ans ensemble et à Louise, Fabrice, Laurie, Lysiane, Fanny, Brice, Naila, Thierry, Chloé, Violette et Morgane pour continuer à faire du 222bis un endroit où on se sent bien. Merci à tous pour le soutien, les fous rires, les post-it, et les pauses, qu'elles se passent pendant le déjeuner ou à d'autres moments et désolé pour les spoils ! Merci également à ceux qui sont restés moins longtemps ou qui sont arrivés plus récemment mais qui n'en ont pas moins été importants, Audrey et Pénélope mais aussi Audrey et Romain. Merci également à Cédric, promis maintenant que c'est fini on va à la piscine !

Un grand merci à mes compères de master, Sophie, Raph et Caro, pour l'euphorie du début de thèse mais également les découragements et les encouragements. Merci à mes amis pour m'avoir permis de rester quelqu'un d'équilibré et pour n'avoir jamais rechignés à jouer les cobayes sans jamais me demander précisément en quoi consistait mon sujet.

Merci à mes parents, à Marine et à Clément pour être toujours là et pour m'avoir supportée quoi que je fasse. Merci aussi à Nicole, Alain, Cécile, Laurence, Mick et Xavier pour leur accueil.

Enfin, merci aux deux hommes de ma vie, apparus dedans plus ou moins récemment, Pierrot et Timothé. Pierrot, rien ne saurait résumer l'ampleur des rôles que tu as joués dans cette thèse, alors simplement merci pour tout.

Table des matières

Résumé	3
Abstract	4
Financement	5
Remerciements	6
Table des matières	7
Table des abréviations	12
Préambule	13

PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE

Chapitre 1. Modéliser la mémoire épisodique : du contenu au processus	16
A. Naissance du concept de mémoire épisodique	17
A.1. Le concept de mémoire épisodique	17
A.2. Un modèle fondateur : le modèle GAPS	18
B. Un engramme spatialisé	21
B.1. La carte cognitive ou la notion de représentation en cognition spatiale	22
B.2. La dichotomie égocentré—allocentré	23
B.3. La théorie des traces multiples (MTT)	26
C. Se souvenir : un voyage mental spatialisé	29
C.1. Une nouvelle conception de la mémoire épisodique : le voyage mental dans le passé	31
C.2. Un lien étroit entre la reviviscence et l'imagerie mentale	32
C.3. Une reconstruction de scène spatialisée : la perspective Acteur/Observateur	33
D. De la carte allocentrée à la phénoménologie égocentrée : le modèle BBB	35
E. Le modèle de Gomez et collaborateurs : la mémoire épisodique comme processus et non plus comme trace	38
F. Objectifs de la thèse	43

AXE 1. SENTIMENT DE MÉMOIRE ET ATTRIBUTION DE FLUENCE

Chapitre 2. La mémoire épisodique comme attribution basée sur une fluence des processus	48
A. Quand le sentiment de se souvenir est trompeur : remise en cause de l'importance de la trace encodée	49
B. La mémoire épisodique comme construction/reconstruction : lien entre mémoire épisodique, imagination et projection dans le futur	50
B.1. Le voyage mental dans le passé mais aussi dans le futur	50

B.2. Au-delà du voyage mental : le lien entre mémoire épisodique, imagination, navigation et théorie de l'esprit	51
C. L'origine du sentiment de mémoire : vers des modèles attributionnels	54
C.1. Le sentiment de mémoire dérivé du contenu de l'expérience mentale : le Source Monitoring Framework	55
C.2. Un premier lien entre fluence des processus et attribution de mémoire	56
C.3. La cognition dans son ensemble sous-tendue par des phénomènes attributifs : le modèle SCAPE	59
D. Différents types de sentiments mnésiques : la distinction familiarité/recollection	65
D.1. La familiarité et la recollection : des processus qualitativement distincts	65
D.2. Evaluer expérimentalement une dissociation familiarité/recollection	67
D.3. Rendre compte de la dissociation recollection/familiarité par des processus attributionnels	70
E. Evaluation expérimentale des processus d'attribution pour la familiarité et la recollection	73
E.1. La fluence comme base inférentielle de la familiarité	73
E.2. L'effet de la fluence sur la recollection : un effet dépendant des caractéristiques de la situation de récupération	75
E.3. L'attribution de recollection intimement liée à la fluence de génération	79
E.4. Le rôle de la mise à jour égocentrée dans le processus de génération de l'épisode	83
 Chapitre 3. Évaluation expérimentale de l'effet d'une fluence dans le processus de mise à jour égocentrée sur la conscience autoévaluative	 87
A. Présentation générale des études	87
A.1. Objectifs	87
A.2. Caractéristiques générales des protocoles expérimentaux	88
A.3. Présentation des études	89
B. Etude 1 : Effet d'un biais de la fluence de mise à jour égocentrée lors de la reconnaissance sur les réponses Remember Know (article 1)	91
Abstract	91
Introduction	92
Method	93
Results	93
Discussion	94
C. Études 2 et 3 : Le rôle de la situation de récupération dans l'attribution de la fluence de mise à jour égocentrée (article 2)	96
Abstract	96
Introduction	97
Experiment 1	99
Method	100
Results	103
Discussion	105
Experiment 2	106
Method	106
Results	106
Discussion	108
General discussion	108

D. Récapitulatif des résultats des études 1, 2 et 3	116
E. Analyse et étude complémentaires	119
E.1. Analyse complémentaire sur l'étude 2 : effet de la gêne occasionnée par le changement de texture	119
E.2. Etude 4 : Effet de la fluence de mise à jour égocentrée lors d'une reconstruction partielle d'évènements	123
 AXE 2. LA MISE À JOUR ÉGOCENTRÉE : UN PROCESSUS AUTOMATIQUE IMPLIQUÉ DANS LA MÉMOIRE ÉPISODIQUE	 129
 Chapitre 4. La mise à jour égocentrée : fonctionnement, lien à la mémoire épisodique et enjeux des dispositifs expérimentaux	 130
A. Mécanismes neuronaux de la navigation et de la localisation de soi dans l'espace	131
A.1. Eléments de physiologie cellulaire sur le complexe hippocampo-entorhinal	131
A.2. Fonctionnement neurophysiologique de la navigation et de la localisation de soi	136
A.3. Mécanismes d'actualisation de sa position dans l'espace lors d'un déplacement	139
B. Modélisations neurophysiologiques du rôle du processus d'intégration de trajet dans la mémoire épisodique	143
B.1. Whishaw & Wallace, (2003) : L'intégration de trajet comme précurseur phylogénétique de la mémoire épisodique	143
B.2. Buzsáki & Moser (2013) : Parallèle entre navigation égocentrée et mémoire épisodique	145
B.3. Hasselmo (2012) : La mémoire épisodique comme trajectoire spatio-temporelle	149
B.4. Synthèse des modèles neurophysiologiques et apport du modèle de Gomez et collaborateurs	153
C. Indices expérimentaux du rôle des informations de déplacement dans la cognition spatiale	157
C.1. La navigation spatiale et l'importance d'être actif lors du trajet	158
C.2. L'intégration de trajet : le rôle complémentaire des informations proprioceptives, vestibulaires et visuelles	160
C.3. La mise à jour égocentrée: un processus automatique et irrépressible	162
D. L'effet des informations idiothétiques sur la récupération d'informations épisodiques spatiales et non spatiales	172
D.1. Récupérer des informations spatiales : la simulation d'une mise à jour égocentrée à l'origine des effets d'alignement	173
D.2. Récupérer des informations non-spatiales : l'implication controversée de la navigation	175
D.3. L'effet de la mise à jour égocentrée sur la mémoire épisodique : uniquement un effet de simulation ?	180
 Chapitre 5. Évaluation expérimentale de l'effet du processus de mise à jour égocentrée sur la récupération épisodique	 184
A. Présentation générale des études	184
A.1. Objectifs	184

A.2. Présentation des études	184
B. Étude 5 : Evaluation de l'effet du contexte spatial d'encodage allocentré versus de mise à jour égocentrée lors de l'apprentissage de mots	187
Introduction	187
Méthode	188
Résultats	193
Discussion	195
C. Étude 6 : Evaluation de l'effet de la réalisation d'un processus allocentré versus de mise à jour égocentrée lors de la récupération	198
Introduction	198
Méthode	198
Résultats	203
Discussion	205
D. Étude 7 : Manipulation de la mise à jour égocentrée en déplacement réel : évaluation de l'effet d'interférence sur une tâche de récupération	207
Introduction	207
Méthode	208
Résultats	211
Discussion	214
E. Étude 8 : Effet du maintien d'un codage égocentré sur la récupération épisodique (article 3)	218
Résumé de l'étude 8	218
Abstract	220
Introduction	221
Method	223
Results	225
Discussion	226
F. Étude 9 : Effet du processus de mise à jour égocentrée automatique sur la récupération épisodique (article)	232
Résumé de l'étude 9	232
Abstract	235
Introduction	236
Method	238
Results	240
Discussion	241
Chapitre 6. Le lien entre la mémoire épisodique et la mise à jour égocentrée : études en neuropsychologie	247
A. Les bases cérébrales de l'actualisation de sa position dans l'espace	248
A.1. Le substrat de l'actualisation de sa position chez l'animal	248
A.2. Le modèle animal applicable à l'homme ?	249
B. Le modèle amnésique : spécifier les troubles spatiaux dus à des lésions hippocampiques chez l'homme	250
B.1. L'implication de l'hippocampe dans le traitement allocentré	250
B.2. Dissocier un déficit allocentré d'un déficit dans le traitement des informations idiothétiques	252

B.3. Dissocier les déficits en mise à jour égocentrée de déficits en intégration de trajet	254
C. La maladie d'Alzheimer : une atteinte précoce de l'hippocampe associée à des troubles spatiaux multiples	256
D. Evaluation expérimentale du processus de mise à jour égocentrée automatique dans la maladie d'Alzheimer	260
D.1. Etude 10 : Dissociation entre une atteinte et une préservation du processus de mise à jour égocentrée dans la maladie d'Alzheimer (article)	260
Résumé de l'étude 10	260
Abstract	262
Introduction	263
Method	263
Results	265
Discussion	269
D.2. Analyses complémentaires : évaluation du lien entre le déficit en mise à jour et les aptitudes non-spatiales des patients	273
Différenciation des groupes de patients sur les scores au bilan neuropsychologique	273
Différenciation des groupes de patients sur les tests de mémoire épisodique écologiques	275
DISCUSSION ET PERSPECTIVES	279
Chapitre 7. Discussion générale, perspectives et conclusions	280
A. Synthèse et discussion des résultats principaux	284
A.1. L'effet de la fluence de mise à jour égocentrée sur l'état de conscience auto-noétique dépend d'un processus de reconstruction	284
A.2. Le rôle de l'automatisme de la mise à jour égocentrée pour sous-tendre la mémoire épisodique	287
A.3. Indices obtenus dans l'étude sur la maladie d'Alzheimer et perspectives ouvertes	293
B. Mises en perspective	295
B.1. Implications des résultats pour le modèle de Gomez et collaborateurs	295
B.2. Une approche incarnée de la mémoire ?	297
B.3. De l'intérêt et des limites de se centrer sur l'épisodicité	299
Bibliographie	303
Table des figures	326
Table des tableaux	331
Annexes	332

Table des abréviations

Allo	Allocentré
ANOVA	Analysis Of VAriance
BBB	Byrne, Becker et Burgess
Ego	Egocentré
GAPS	General Abstract Processing System
IRM	Imagerie par Résonance Magnétique
IRMf	Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle
LTP	Potentialisation à Long Terme
MCI	Mild Cognitive Impairment
MJE	Mise à Jour Égocentrée
MMSE	Mini Mental State Examination
MTT	Théorie des Traces Multiples
PDP	Procédure de Dissociation de Processus
QAM	Questionnaire Auto-rapporté de Mémoire
RL/RI-16	Rappel Libre/Rappel Indiqué à 16 items
RK	Remember-Know
SCAPE	Selective Construction And Preservation of Experience
SMF	Source Monitoring Framework
TAP	Transfert Approprié de Procédure
TEMPau	Test Episodique de la Mémoire du Passé autobiographique
VRML	Virtual Reality Markup Langage

Préambule

“If we take, first, the pattern of consciousness in recollection, we find what may be figuratively described as a reconstruction along the line of least resistance.” Titchener (1928), p.414.

Qu’est-ce que la mémoire épisodique et qu’est-ce qui en fait son essence ? Il est suggéré que la mémoire épisodique soit caractérisée par un état de conscience particulier, la conscience auto-noétique, qui permet de distinguer un souvenir vécu d’une projection de soi dans un passé imaginé. Cette thèse propose que la conscience auto-noétique soit issue, d’une manière figurée, d’une reconstruction le long d’une ligne de moindre résistance, comme le proposait déjà Titchener en 1928. En cela, la reviviscence d’un événement passé s’oppose à l’imagination qui serait une construction le long d’une ligne plus résistante. En effet, la présence d’une mémoire dans la reviviscence facilite la re-création mentale de l’évènement alors que l’imagination ne bénéficie pas de cette facilitation.

Cet exemple permet d’illustrer le propos principal de cette thèse qui est que la mémoire épisodique ne repose pas uniquement sur un contenu particulier, c’est-à-dire un événement vécu contextualisé dans l’espace et le temps. À l’inverse, elle reposerait sur les propriétés des processus en jeu lors de la re-création mentale de l’évènement, autrement dit si ceux-ci se sont déroulés facilement ou non. Cette proposition est défendue par le modèle de Gomez et collaborateurs que cette thèse a pour but d’évaluer et de développer. De plus, ce modèle précise que le processus de reconstruction repose sur un codage spatial basé sur le processus de mise à jour égocentrée. Ce processus permet d’assurer continuellement et automatiquement que nous soyons situés dans l’espace dans lequel nous nous trouvons. Faire reposer la reconstruction épisodique sur ce processus permet de se projeter et d’exister dans l’espace revécu, donnant ainsi un sentiment d’« être » en dehors de l’espace réel, sentiment nécessaire pour pouvoir voyager mentalement dans le temps. Dans notre revue de la littérature, nous aborderons tout d’abord les origines théoriques du modèle de Gomez et collaborateurs (**Chapitre 1**). Cette mise en place de la problématique nous permettra de dégager deux grands axes qui seront abordés tant théoriquement qu’expérimentalement.

Dans un premier temps, nous évaluerons comment la mémoire épisodique peut être envisagée en tant que phénomène attributionnel, basé sur les propriétés de processus en cours de réalisation (**Chapitre 2**). Nous testerons expérimentalement cette proposition avec une manipulation expérimentale de la fluence du processus de mise à jour égocentrée lors d'une récupération épisodique (**Chapitre 3**).

Dans un second temps, nous évaluerons plus précisément l'hypothèse d'un lien fonctionnel entre la mémoire épisodique et la mise à jour égocentrée en nous concentrant sur les caractéristiques du processus de mise à jour égocentrée. Pour cela, nous étudierons le fonctionnement cérébral et comportemental de la mise à jour égocentrée et son lien avec la mémoire épisodique, tels qu'ils sont abordés dans la littérature (**Chapitre 4**). Cette revue nous permettra de mettre en évidence les caractères automatique et irrépressible de la mise à jour égocentrée ainsi que la présence d'un mécanisme de simulation de ce processus. L'évaluation expérimentale du lien fonctionnel entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique sera testée en tentant d'induire une mise à jour automatique (**Chapitre 5**). Enfin, ce lien sera évalué dans le cadre d'une approche neuropsychologique avec la recherche d'une co-occurrence entre un déficit de mise à jour égocentrée et de mémoire épisodique (**Chapitre 6**).

Le dernier chapitre de cette thèse permettra de discuter le modèle de Gomez et collaborateurs en regard des résultats obtenus et de la revue de littérature effectuée, ainsi que d'envisager ce modèle dans une perspective incarnée et située de la cognition (**Chapitre 7**).

Problématique générale

Chapitre 1. Modéliser la mémoire épisodique : du contenu au processus

Preamble

L'objectif de ce chapitre est de présenter la problématique générale de la thèse. Celle-ci vise à évaluer une hypothèse originale de Gomez et collaborateurs (Gomez, 2011; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012) qui propose que la mémoire épisodique ne soit pas définie par le contenu d'une trace mnésique mais par les caractéristiques d'un processus de reconstruction d'un point de vue spatialisé. Pour comprendre la nature et les enjeux de cette proposition, il est nécessaire de revenir sur la notion de mémoire épisodique et sur les diverses conceptions ayant jalonné l'histoire de ce système de mémoire. En effet, au-delà d'un consensus apparent, la notion même de mémoire épisodique a beaucoup évolué depuis son origine et ne peut être appréhendée sans prendre en compte les différents enjeux théoriques l'ayant successivement façonnée.

Tout d'abord définie en opposition à la mémoire sémantique, les premières modélisations de la mémoire épisodique se sont principalement centrées sur la spécification du contenu de l'engramme épisodique. D'autre part, un trouble neurologique spécifique, l'amnésie antérograde, a également agi en tant que point de référence pour définir théoriquement ce qu'est la mémoire épisodique. Cette pathologie est sous-tendue par un trouble de l'hippocampe, structure cérébrale également impliquée dans le traitement de l'espace. Cette double implication de l'hippocampe va favoriser l'apparition de propositions théoriques donnant un rôle pilier au traitement de l'espace dans l'organisation du contenu de l'engramme épisodique. Enfin, la résurgence récente de l'attention portée aux caractéristiques phénoménologiques de l'expérience de récupération d'un événement épisodique (Tulving, 2002) a conduit à renouveler la conception même de mémoire épisodique. L'accent est alors mis sur une expérience consciente particulière et non plus sur la récupération d'un contenu particulier. Cette expérience est caractérisée par un état de conscience particulier et un traitement spatial spécifique que les modèles de mémoire épisodique vont devoir intégrer.

Dans ce chapitre, nous aborderons successivement ces trois déterminismes théoriques (contenu de l'engramme, traitement spatial, et phénoménologie de l'expérience consciente), afin non seulement, de mieux cerner les conceptions actuelles de la mémoire épisodique mais, également, de mettre en relief que cette évolution s'inscrit de fait dans un basculement d'une centration sur les contenus à une prise en compte des processus eux-mêmes.

A. Naissance du concept de mémoire épisodique

A.1. Le concept de mémoire épisodique

Bien que la mémoire ait longtemps été considérée comme un système unique, les recherches en psychologie cognitive au vingtième siècle se sont attachées à distinguer plusieurs formes de mémoires. La première distinction concerne le temps de stockage des éléments en mémoire, séparant une mémoire dite à « court terme » d'une mémoire dite « à long terme » (Atkinson & Shiffrin, 1968). La seconde distinction, effectuée par Tulving en 1972, différencie trois sous-composantes en mémoire à long terme : la mémoire sémantique (Collins & Quillian, 1969), la mémoire épisodique et la mémoire procédurale. Cette distinction est cruciale pour l'étude de la mémoire épisodique puisqu'elle a été à l'origine de la définition de cette forme de mémoire.

Par conséquent et dès le départ, la définition et la conception même de mémoire épisodique s'est effectuée en opposition à la mémoire sémantique, ces deux formes renvoyant à des formes distinctes de connaissances (la mémoire procédurale étant a priori restreinte aux savoirs-faire). La différenciation s'est effectuée premièrement sur la base de la nature des informations traitées et stockées sous forme de traces par ces deux formes de mémoire (Tulving, 1972; Tulving & Thomson, 1973). La mémoire sémantique concerne les connaissances et faits généraux sur le monde (e.g., concepts, mots) sans référence à une conscience de son propre passé alors que la mémoire épisodique concerne les événements personnellement vécus au sein d'un contexte spatio-temporel particulier. Les événements contenus en mémoire épisodique peuvent être définis par trois composantes distinctes : le « quoi » (l'évènement), le « où » (le lieu/le contexte spatial) et le « quand » (le moment/le contexte temporel). Mémoire sémantique et mémoire épisodique s'opposent donc tout d'abord sur la nature du contenu traité et stocké. Une deuxième distinction porte sur l'état de conscience subjectif associé à la récupération d'informations au sein de ces stocks mnésiques. Concernant la mémoire épisodique, Tulving souligne que la récupération d'un épisode s'accompagne toujours d'une conscience subjective du fait que l'évènement dont on se

souvent appartient à notre passé (i.e., la conscience auto-noétique). Au contraire, la récupération d'une connaissance en mémoire sémantique s'associe uniquement à une conscience du monde environnant (i.e., conscience noétique). Tulving va donc également proposer que la mémoire épisodique a des conditions d'encodage et de récupération qui lui sont propres et à même de générer un état de conscience auto-noétique (Tulving, 1983). Bien que cette distinction en terme de conscience subjective soit présente dès le départ dans la définition de la mémoire épisodique, son étude expérimentale a souvent été négligée et ne sera réellement reconsidérée qu'à partir de 2002, lors d'une proposition de modification du concept de mémoire épisodique par Tulving lui-même (Tulving, 2002; mais voir Wheeler, Stuss, & Tulving, 1997).

Ainsi, la notion de mémoire épisodique s'est dans un premier temps développée en opposition à celle de mémoire sémantique, sur la base d'une différence de contenu stocké et de conscience associée à la récupération de ce même contenu. Le modèle *General Abstract Processing System* (GAPS) part de ces deux distinctions pour modéliser la spécificité de la trace mnésique épisodique et le souvenir épisodique résultant de son activation.

A.2. Un modèle fondateur : le modèle GAPS

Le modèle GAPS (Tulving, 1983) décrit les mécanismes fonctionnels sous-tendant l'encodage, le stockage et la récupération d'un épisode en mémoire épisodique (cf. Figure 1). Durant le processus d'encodage, chaque événement original en association avec son environnement cognitif serait converti sous la forme d'un engramme stocké en mémoire. Par exemple, dans le cadre de l'apprentissage d'un mot dans une liste, ce qui est stocké est l'information spécifique relative à l'encodage du mot et son contexte particulier de rencontre. Le mot cible, mais également le contexte interne et le contexte externe de cet événement, sont donc conservés dans l'engramme. Chaque engramme est conservé à long terme au sein du stock de mémoire épisodique. L'engramme et son contenu sont par conséquent à la base même de la mémoire épisodique, définissant ainsi sa nature lors de la récupération. Dans le cas où un événement trop similaire à un événement déjà encodé intervient, un processus de ré-encodage peut être opéré afin de maintenir une distinction nette entre les événements stockés et pour permettre de faire référence à un seul et unique engramme à chaque récupération. Ce ré-encodage entraîne un remplacement de l'engramme initial par l'épisode plus récent.

Concernant l'étape de récupération, le modèle GAPS spécifie les mécanismes permettant de dissocier la mémoire épisodique de la mémoire sémantique, c'est-à-dire la récupération des composantes « quoi », « quand », « où » dans l'engramme et l'émergence de l'état de

conscience auto-noétique. La récupération d'un engramme intervient via le processus d'ecphorie synergétique. Ce processus ne peut se mettre en marche que dans le cas où un indice de récupération suffisamment similaire à l'engramme est présent. Toute récupération est par conséquent nécessairement indicée. Dans le cas d'une ressemblance suffisante, le processus d'ecphorie synergétique va alors faire interagir l'indice de récupération avec l'engramme et va les combiner pour les transformer en une information ecphorique. Les caractéristiques de l'information ecphorique vont donc varier de fait en fonction de la similarité entre l'engramme et la situation de récupération. Ces variations de l'information ecphorique porteront sur la quantité et la qualité des informations contenues et vont ainsi déterminer les particularités de l'expérience consciente du souvenir. En mettant l'accent sur la relation de similarité entre l'engramme et l'indice de récupération ainsi que sur la prise en compte de l'environnement cognitif dans l'engramme lors de l'encodage, Tulving souligne le principe de spécificité de l'encodage (Thomson & Tulving, 1970). Ce principe postule que les opérations spécifiques d'encodage déterminent ce qui est stocké, et que ce qui est stocké détermine l'efficacité des indices de récupération lors de l'accès au contenu stocké. Autrement dit, c'est l'interaction entre le contexte d'encodage et de récupération qui est la plus à même de prédire l'expérience mnésique, plutôt que la prise en compte indépendante des caractéristiques des situations d'encodage et de récupération seules. Le contenu des informations récupérées en mémoire épisodique ne serait donc pas l'engramme lui-même mais une construction mêlant l'engramme et la situation de récupération, le niveau de précision et de détails auquel le sujet accède étant directement dépendant de la similarité entre ces deux composantes.

Concernant la sensation de conscience auto-noétique qui accompagne la récupération d'un événement vécu, celle-ci émerge lors de la mise en œuvre du processus d'ecphorie synergétique. En effet, la conscience auto-noétique réfère à la conscience qu'a l'individu de l'information ecphorique lors de l'accès conscient à son contenu. Par conséquent, c'est bien le processus ecphorique lui-même qui détermine l'expérience mentale de conscience auto-noétique. Les qualités de cet état de conscience peuvent varier (e.g., elles peuvent être claires et précises ou vagues et fugitives), la force du sentiment de « passéité » et le sentiment de véracité du souvenir étant directement fournis par les propriétés intrinsèques de l'information ecphorique. Ces propriétés peuvent dépendre respectivement de l'engramme, de l'indice de récupération ou du processus d'ecphorie.

Le modèle GAPS a été d'un intérêt crucial pour l'étude de la mémoire épisodique puisqu'il a proposé des mécanismes généraux expliquant son fonctionnement et testables expérimentalement (e.g., Godden & Baddeley, 1975; Thomson & Tulving, 1970; Vaidya, Zhao, Desmond, & Gabrieli, 2002). Concernant la spécification de ces mécanismes, une asymétrie s'est opérée avec un intérêt expérimental prépondérant pour la modélisation du contenu de l'engramme au détriment de la spécification des processus permettant l'émergence de l'expérience consciente. C'est pourquoi, par la suite, les composantes « quand » et « où » étant spécifiques à l'engramme en mémoire épisodique, contrairement à la composante « quoi » commune aux mémoires épisodique et sémantique, il s'est avéré nécessaire de préciser les modalités d'encodage et de stockage de ces composantes dans l'engramme épisodique.

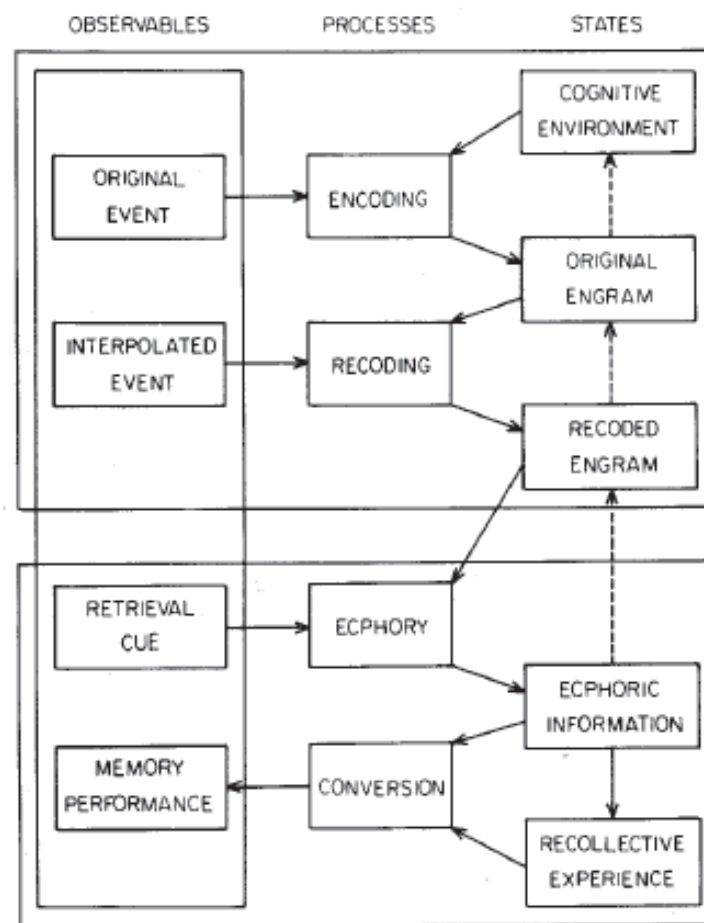


Figure 1 : extrait de Tulving (1983), fig.7.1, p. 135. Eléments (Observables : colonne de gauche, Processus : colonne du milieu, Etats cognitifs : colonne de droite) impliqués en mémoire épisodique lors de l'encodage (partie supérieure) et de la récupération (partie inférieure). Les flèches symbolisent les relations entre ces éléments.

B. Un engramme spatialisé

En parallèle, la notion de mémoire épisodique s'est également développée grâce à l'étude des patients présentant une amnésie hippocampique (Mayes, 1995). L'étude de ce trouble a ainsi joué un rôle crucial dans la définition de la mémoire épisodique, en se basant sur l'existence de patients présentant un trouble spécifique de ce type de mémoire (Schacter & Tulving, 1982). Ces patients présentent une lésion de la structure cérébrale de l'hippocampe qui s'accompagne d'un déficit de mémoire épisodique caractérisé par une incapacité à encoder de nouveaux souvenirs (i.e., amnésie antérograde), une préservation relative des souvenirs anciens (frange d'amnésie rétrograde restreinte aux événements acquis peu de temps avant la lésion) et une préservation relative de la mémoire sémantique (pour revue, voir Spiers, Maguire, & Burgess, 2001). Ces patients ont également des performances préservées en mémoire procédurale, en mémoire implicite et en mémoire de travail. Ainsi, les nombreuses études évaluant la mémoire de ces patients amnésiques ont permis de proposer d'une manière consensuelle un rôle prépondérant de l'hippocampe dans la mémoire épisodique. Plus précisément, elles ont permis de supposer que les engrammes épisodiques sont encodés et stockés en premier lieu dans l'hippocampe (Moscovitch, Nadel, Winocur, Gilboa, & Rosenbaum, 2006; Nadel & Moscovitch, 1997; Nadel, Samsonovich, Ryan, & Moscovitch, 2000; Squire & Alvarez, 1995). D'une manière intéressante, d'autres études portant sur ces mêmes patients amnésiques ont mis en évidence un déficit associé en mémoire spatiale, suggérant une implication particulière de l'hippocampe dans l'encodage du contexte spatial d'un épisode (Burgess, Maguire, & O'Keefe, 2002; King, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2002).

Cette implication de l'hippocampe dans le traitement d'informations spatiales a également été mise en évidence dans des recherches menées chez le rat. Ces travaux ont montré que l'hippocampe contient des cellules appelées *cellules de lieu* qui s'activent spécifiquement en fonction de la position d'un individu dans un espace donné, appelé le *champ de lieu* de la cellule (O'Keefe, 1976, 1979; O'Keefe & Dostrovsky, 1971). Lors d'un comportement de navigation, l'activité des cellules de lieu est directement dépendante de la position du rat par rapport aux indices de frontières de l'environnement. Ces cellules de lieu seraient donc une représentation neurale en ligne de la localisation de l'animal dans l'environnement (cf. Figure 2).

L'existence de déficits en mémoire spatiale chez des patients amnésiques et la découverte des cellules de lieu dont les activations ne dépendent pas de processus mnésiques posent la

question du lien entre ces deux faits expérimentaux. En effet, ils pourraient être soit liés à une co-occurrence de surface due à l'implication de l'hippocampe dans différents traitements, soit sous-tendus par des mécanismes fonctionnels communs. La dernière hypothèse s'avère intéressante pour l'étude de la mémoire épisodique puisque la compréhension du lien entre le traitement de l'espace et la mémoire épisodique pourrait permettre de modéliser la composante « où » de l'engramme épisodique. Le traitement de l'espace pouvant reposer sur de multiples processus, il s'avère donc crucial de comprendre et de spécifier le type de traitement spatial impliquant l'hippocampe afin de déterminer si celui-ci s'accorde avec la notion d'engramme épisodique. Dans cet objectif, le concept de carte cognitive développé par Tolman (1948) va s'avérer très séduisant puisqu'il permet d'envisager que l'hippocampe encode des cartes spatiales des environnements, celles-ci pouvant servir de support non seulement aux comportements spatiaux de navigation et de mémoire spatiale mais également à l'encodage du contexte spatial d'un épisode (O'Keefe & Nadel, 1978).

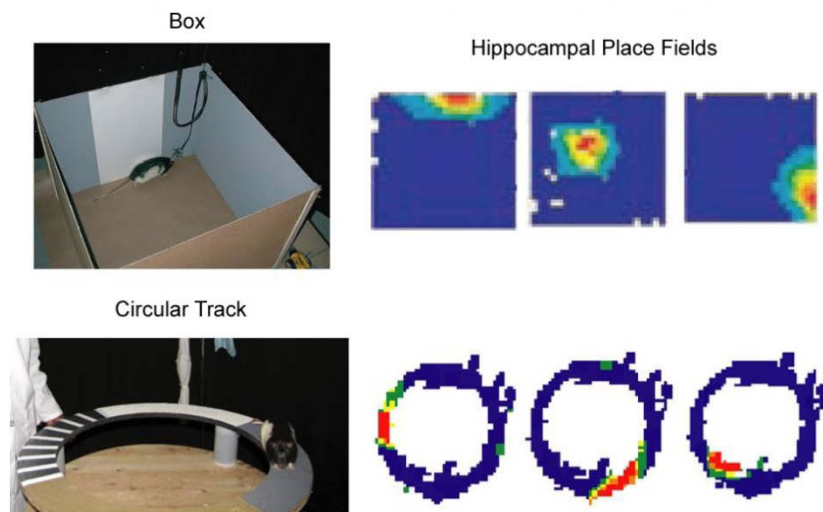


Figure 2 : extrait du site du Knierim laboratory. Illustration des champs de lieux des cellules de lieu dans l'hippocampe. **À gauche** : l'environnement dans lequel le rat se déplace. **À droite** : les cartes de chaleur montrent les fréquences de décharge (avec le rouge comme amplitude maximum et le bleu comme amplitude minimum) pour différents neurones de l'hippocampe en fonction de la position du rat dans l'enclos. Chaque neurone présente un pic de décharge maximal en fonction d'une position précise au sein de l'environnement.

B.1. La carte cognitive ou la notion de représentation en cognition spatiale

La notion de carte cognitive a été initialement développée par Tolman (1948). Cet auteur, allant à l'encontre des propositions behavioristes de l'époque (i.e., la cognition est sous-tendue par des associations stimulus-réponses simples), a proposé l'existence de processus cognitifs complexes lors des comportements de navigation de rats dans des labyrinthes. Au

cours de l'exploration d'un labyrinthe, le rat construirait une représentation mentale de l'espace dans lequel il se trouve, lui permettant de s'y repérer et de s'y déplacer. Cette représentation, appelée « carte cognitive », représenterait l'environnement avec les indices de frontières et les relations des éléments de l'environnement entre eux, indépendamment de la position du rat.

Cette notion de carte cognitive a soulevé un point important dans l'étude de la cognition spatiale puisqu'elle met en avant l'existence de représentations mentales de l'espace, c'est-à-dire une traduction de l'environnement dans l'espace mental permettant d'effectuer des opérations cognitives sur celui-ci (Berthoz, 1991; Klatzky, 1998). La notion de représentation va ainsi contraindre l'étude de la cognition spatiale. Le recours à des représentations spatiales est considéré comme nécessaire, que l'interaction avec l'environnement s'effectue en ligne lors d'une navigation ou d'une action sur un objet de l'environnement ou bien hors ligne lors d'une tâche de mémoire spatiale. Ainsi, quel que soit le type d'interaction avec l'environnement, on suppose qu'une représentation spatiale est impliquée mais que son format et sa nature diffèrent selon sa fonctionnalité.

L'établissement de ces représentations spatiales s'effectue à partir de l'utilisation d'un point de référence et d'une orientation (axes de référence) ainsi que d'un système métrique, sur la base desquels les positions des éléments de l'environnement sont encodées (Klatzky, 1998). La littérature sur la cognition spatiale différencie classiquement deux types de représentations spatiales, la représentation égocentrée et la représentation allocentrée (Burgess, 2008b; Klatzky, 1998). Celles-ci se distinguent principalement sur la base du point de référence utilisé pour représenter l'environnement (cf. Figure 3) ainsi que sur leurs fonctions. La représentation égocentrée serait utilisée de manière transitoire pour servir de support à l'action alors que la représentation allocentrée serait encodée à long terme et servirait de support à la mémoire spatiale.

B.2. La dichotomie égocentré—allocentré

La représentation égocentrée utilise l'observateur comme point de référence. Son centre et son orientation sont donc déterminés par la position et l'orientation de l'observateur dans l'environnement (cf. Figure 3). Autrement dit, les localisations des éléments de l'environnement sont représentées par rapport au point de vue particulier de l'observateur (Burgess, 2008b). La représentation égocentrée permet donc d'encoder les relations observateur-environnement. Elle peut être alignée sur le corps de l'observateur, sa tête ou ses yeux. Du fait de sa nature incarnée dans l'expérience corporelle, on considère habituellement

que cette représentation sert de support à l'action en ligne sur l'environnement (Avraamides & Kelly, 2008; Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 1995). En effet, si l'on souhaite attraper un stylo posé sur la table par exemple, il est nécessaire de connaître la relation spatiale entre le stylo et sa main pour pouvoir programmer et réaliser un mouvement de saisie. D'un point de vue cérébral, la représentation égocentrée impliquerait la voie dorsale qui inclue le cortex pariétal postérieur (Milner & Goodale, 1995, 2008), cortex étant activé lors du contrôle et du guidage de l'action dans l'espace. La représentation égocentrée changeant constamment, on considère généralement qu'elle est transitoire (Burgess, 2006; Mou, McNamara, Valiquette, & Rump, 2004; Waller & Hodgson, 2006). En effet, à chaque déplacement de l'observateur, une nouvelle représentation est nécessairement créée puisque, l'orientation et/ou la position de l'observateur ayant changé, un nouveau centre de référence se doit d'être adopté (cf. Figure 3). De plus, un mécanisme automatique de mise à jour de l'information égocentrée lors d'un mouvement/déplacement de soi a été mis en lumière (Rieser, 1989). Ceci laisse supposer que chaque représentation égocentrée est systématiquement remplacée par la nouvelle représentation correspondant à la nouvelle position adoptée dans l'espace par l'observateur, sans conservation à long terme de la représentation antérieure.

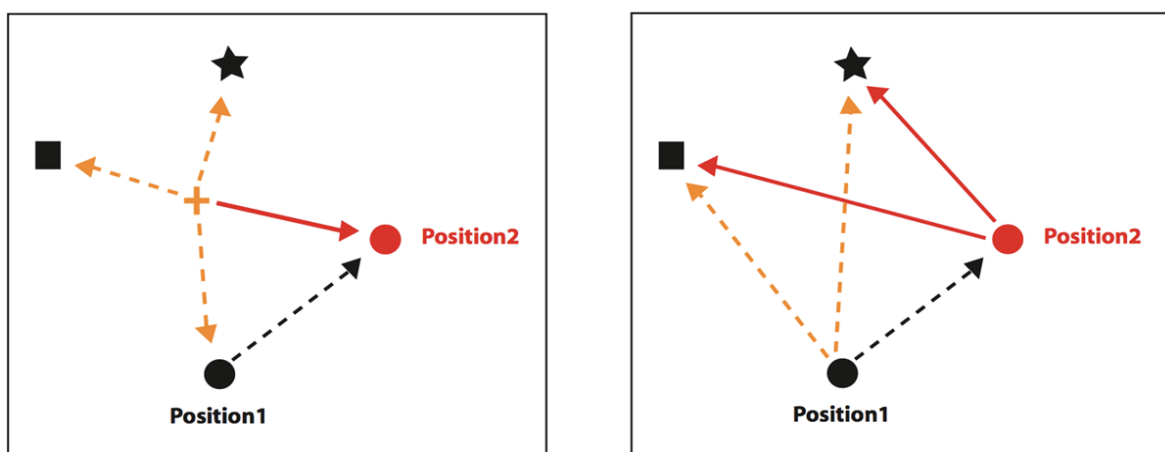


Figure 3 : les représentations spatiales qui servent de support à l'encodage des éléments de l'environnement. **À gauche. La représentation allocentrée** : les éléments de l'environnement sont encodés par rapport à un cadre de référence externe à l'observateur (symbolisé par la croix). Lorsque qu'un observateur change de position dans l'environnement en passant de la position 1 à la position 2, seule cette nouvelle position de l'observateur est recalculée par rapport au point de référence. **À droite. La représentation égocentrée** : la position et l'orientation de l'observateur servent de point de référence à l'encodage de la position des éléments de l'environnement. Quand l'observateur se déplace, les positions des éléments par rapport à lui-même sont alors recalculées et une nouvelle représentation égocentrée est créée.

La représentation allocentrée (dite aussi exocentrée ou géocentrée) utilise comme point de référence l'environnement. Elle permet d'encoder les relations objet-objet de l'environnement indépendamment de la position et de l'orientation de l'observateur (cf. Figure 3). Cette représentation a été impliquée dans la perception fine et la reconnaissance visuelle. Elle serait supportée par la voie ventrale allant du lobe occipital au temporal jusqu'à l'hippocampe (Milner & Goodale, 1995, 2008). Elle serait relativement stable et stockée à long terme dans l'hippocampe (O'Keefe & Nadel, 1978). En effet, lorsque l'observateur se déplace dans l'environnement, seules sa position et son orientation dans l'environnement changent (cf. Figure 3). Par conséquent, pour un même environnement, une seule représentation allocentrée est nécessaire là où les représentations égocentrées seront multiples et fonction des déplacements de l'observateur. Ce moindre coût a entraîné plusieurs auteurs à proposer que seules les représentations allocentrées soient mémorisées, ce qui leur permet d'être le support de la mémoire spatiale (Avraamides & Kelly, 2008; Burgess, 2006; Mou, McNamara, Valiquette, & Rump, 2004; Sholl, 2001).

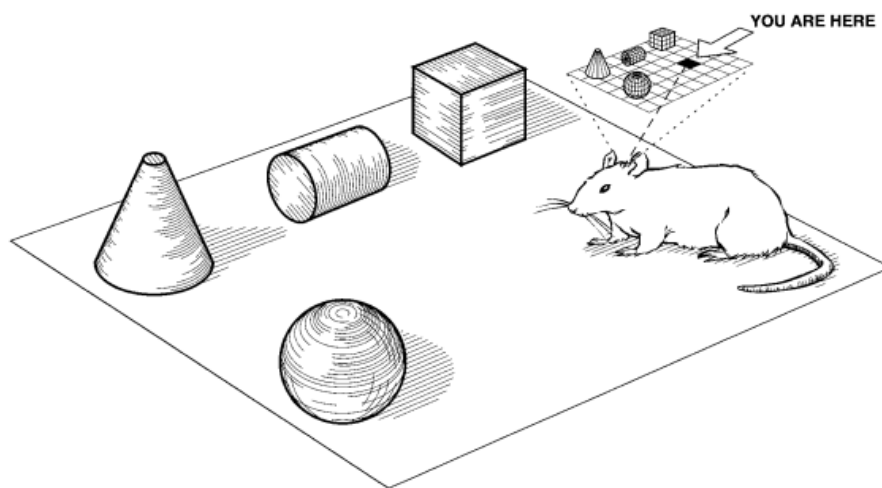


Figure 4 : extrait de Eichenbaum et al. (1999). Illustration de la représentation d'un environnement par l'hippocampe selon le modèle de la carte cognitive.

Cette implication présumée de la représentation allocentrée dans des processus mnésiques se retrouve dans *la théorie de la carte cognitive* (O'Keefe & Nadel, 1978), le modèle de référence concernant le lien entre mémoire et espace. Ce modèle s'intéresse spécifiquement au rôle spatial de l'hippocampe et au type de traitement spatial effectué par les cellules de lieu. S'appuyant sur le concept de carte cognitive envisagé par Tolman (1948), cette théorie propose que des cartes cognitives ayant un format allocentré soient encodées à long terme au sein de l'hippocampe via les cellules de lieu (cf. Figure 4). Les cellules de l'hippocampe

seraient par conséquent le support d'une représentation topologique de l'environnement, basée sur un système métrique euclidien. Cette carte contiendrait les indices saillants de l'environnement et fournirait un système métrique permettant de représenter les distances et les angles entre les différents éléments constitutifs de l'environnement, indépendamment de la position de l'observateur. D'une manière fonctionnelle, chaque neurone de l'hippocampe serait un marqueur d'un endroit de l'environnement, la somme des neurones représentant l'espace global. De plus, ces cartes étant encodées à long terme dans l'hippocampe, elles serviraient de support à la mémoire spatiale, posant donc la proposition, aujourd'hui largement partagée, que des représentations allocentrées sous-tendent la mémoire spatiale.

Les cartes cognitives étant des représentations mentales au même titre que l'engramme épisodique, les auteurs ont alors proposé que la carte cognitive de l'environnement puisse servir de support à l'encodage d'un événement intervenu dans ce même lieu. Par conséquent, ils ont envisagé que l'engramme épisodique soit basé sur une représentation spatiale allocentrée de l'environnement. Cette proposition est en accord avec la nature spatialisée de la mémoire épisodique et suggère ainsi un mécanisme permettant de représenter la composante « où » de l'épisode dans l'engramme. De plus, la composante « où » prend ici un rôle à part par rapport aux composantes « quand » et « quoi » puisqu'elle fournit le mécanisme de base de stockage et d'encodage de l'épisode. La théorie des traces multiples (MTT, Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998) va développer cette proposition en modélisant le contenu de l'engramme épisodique sur la base de l'implication des cellules de lieu de l'hippocampe dans la représentation allocentrée et en fournissant des mécanismes fonctionnels précis concernant l'encodage, le stockage et la récupération d'un épisode.

B.3. La théorie des traces multiples (MTT)

L'objectif de la MTT (Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998) est de proposer un cadre théorique permettant d'expliquer le fonctionnement de la mémoire déclarative à long terme, que ce soit au niveau de la mémoire épisodique, de la mémoire spatiale ou de la mémoire sémantique. La MTT va donc au-delà d'une simple modélisation du fonctionnement de l'hippocampe pour la mémoire épisodique puisqu'elle modélise également les liens entre l'hippocampe et le néocortex afin de proposer un modèle global de mémoire (cf. Figure 5). De plus, elle rend compte de l'évolution des souvenirs dans le temps, en envisageant des mécanismes fonctionnels pour le phénomène de consolidation d'un souvenir et celui de sémantisation. Cette théorie de la mémoire permet ainsi d'expliquer plusieurs aspects caractéristiques de l'amnésie antérograde hippocampique, que ce soient les différents

gradients temporels des déficits mnésiques épisodiques (déficit limité à un temps proche du moment de la lésion pour l'amnésie rétrograde et déficit total pour l'amnésie antérograde) ou les divers déficits et préservations des différents systèmes de mémoire. Ce modèle d'inspiration neuro-fonctionnelle comporte des mécanismes basés sur une dissociation des aires cérébrales sous-tendant, d'un côté, l'encodage et la récupération de souvenirs en mémoire épisodique et, de l'autre, les connaissances en mémoire sémantique. De plus, la modélisation dynamique des liens entre l'hippocampe et les aires du néocortex rend compte de la dynamique de l'évolution des souvenirs. Dans cette partie, nous ne développerons pas l'ensemble du modèle MTT mais seulement la partie modélisation de l'engramme en mémoire épisodique qui est d'un intérêt direct pour notre propos.

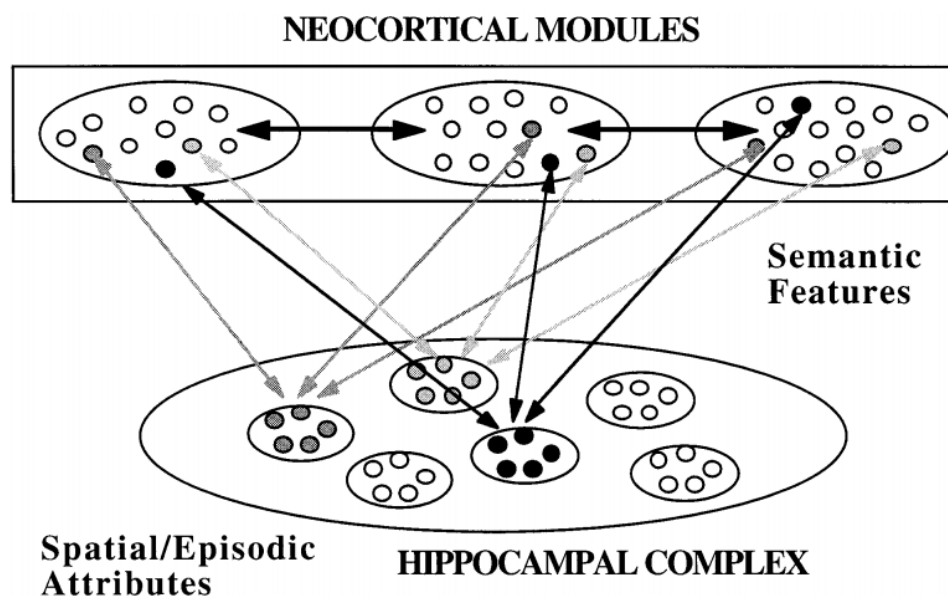


Figure 5 : extrait de Nadel & Moscovitch (1998). Le rôle des modules néocorticaux et de l'hippocampe dans le stockage de l'information épisodique. Les différents éléments constitutifs de l'épisode sont distribués dans des modules néocorticaux. Ces modules sont interconnectés avec l'hippocampe qui stocke à long terme la configuration spatiale des éléments néocorticaux correspondants via l'agencement et les liens entre les neurones. L'établissement de ces liens fournit un index spatialisé de l'épisode. Lors de la récupération, ceci permettrait de reconstruire l'épisode à partir de l'ensemble de ces éléments et de les agencer dans un contexte spatial cohérent.

Concernant spécifiquement la mémoire épisodique, la MTT postule que les événements vécus sont toujours encodés dans l'hippocampe et sont également récupérés dans l'hippocampe, quel que soit l'âge du souvenir. Au sujet de l'engramme du souvenir, cette théorie propose que les composants événementiels sémantiques du souvenir soient stockés au niveau du néocortex, répartis dans les aires dédiées à leur traitement en fonction de leur

nature. Ainsi, la récupération d'un souvenir reposerait sur un phénomène de recombinaison, les différents éléments constitutifs du souvenir pouvant être disséminés à différents endroits du cerveau pour des raisons de stockage et ensuite réassemblés lors de la récupération de l'épisode. La MTT propose donc toujours qu'il existe des engrammes épisodiques stockés dans l'espace cérébral mais ceux-ci sont composés de différentes parties disséminées dans l'ensemble du cerveau entre l'hippocampe et le néocortex. Le problème d'une telle modélisation est alors de trouver des mécanismes de mémoire épisodique qui permettent de récupérer la totalité des éléments de l'engramme. Pour cela, il est proposé qu'une trace répertoriant l'ensemble des éléments appartenant à un épisode particulier soit créée et conservée à long terme. L'hippocampe aurait ce rôle de répertoire, permettant de lier rapidement dans une seule trace mnésique l'ensemble des activations réparties dans le néocortex. Chaque module néocortical serait interconnecté avec des neurones de l'hippocampe et les informations, distribuées au sein du néocortex, seraient représentées par une assemblée de neurones de l'hippocampe qui agiraient comme des marqueurs/index de l'information du néocortex qu'ils représentent. La réactivation de ces mêmes neurones de l'hippocampe lors de la récupération d'un souvenir en mémoire épisodique permettrait ensuite d'aller réactiver les éléments correspondants au sein du néocortex.

Le rôle d'indexage et de liage de l'hippocampe n'est pas nouveau (Marr, 1971; McClelland, McNaughton, & O'Reilly, 1995; Teyler & DiScenna, 1986). L'apport novateur de la MTT est de concilier ce rôle d'indexage de l'hippocampe avec son rôle dans la création et le stockage de cartes allocentrées. En effet, une lacune des théories de l'indexage est de ne pas expliquer comment les éléments réactivés au sein du néocortex sont agencés pour permettre une reconstitution de l'évènement spatialement cohérente. La MTT postule ainsi que l'hippocampe fournit la charpente spatiale de l'épisode en ancrant le liage des informations néocorticales dans une représentation allocentrée de l'environnement. Ainsi, lors de la récupération d'un souvenir, la reconstruction de l'épisode initial à partir des différents éléments dispersés au sein du néocortex peut s'effectuer dans un cadre spatialement cohérent. La récupération d'un souvenir épisodique peut par la suite s'effectuer de deux manières. La première est l'activation de l'ensemble des neurones de l'hippocampe relatifs à l'épisode qui va entraîner, par diffusion d'activation, l'activation de l'ensemble des éléments stockés dans les différents modules néocorticaux. Une seconde possibilité est l'activation d'un module néocortical qui va, par diffusion, activer le neurone de l'hippocampe auquel il est connecté. Celui-ci activera ensuite l'ensemble des neurones auquel il a été lié lors de l'encodage.

L'activation de ces neurones de l'hippocampe se diffusera enfin aux modules néocorticaux correspondants, entraînant la réactivation de l'ensemble des éléments de l'épisode.

Le modèle MTT propose donc que le contexte spatial de l'épisode soit primordial pour l'encodage, le stockage et la récupération de l'épisode. La représentation allocentrée de l'environnement dans lequel intervient l'évènement original devient ainsi le cœur de l'engramme épisodique. L'espace n'est plus seulement une partie du contenu de l'engramme mais a un rôle central d'organisation de ce contenu. La spatialité devient l'une des bases permettant de définir la mémoire épisodique qui, par sa nature même, est spatialement contextualisée contrairement à une connaissance sémantique qui par nature est décontextualisée d'un lieu et d'un moment de rencontre. L'absence de récupération du contexte spatial de l'épisode amène alors nécessairement à la récupération d'une connaissance néocorticale décontextualisée de type sémantique. La réactivation de la représentation allocentrée dans l'hippocampe lors de la récupération devient même la condition *sine qua non* à l'acte de se souvenir. Ainsi, le rôle de l'hippocampe dans le traitement de l'espace et la mémoire épisodique n'est pas envisagé comme la simple co-occurrence d'une prise en charge de deux fonctions cognitives distinctes mais bien comme un lien causal établi entre mémoire épisodique et traitement spatial allocentré. Ce rôle causal du traitement allocentré dans l'intégrité de la mémoire épisodique semble donc établi lorsque l'on vise spécifiquement à modéliser le contenu de l'engramme. Cependant, un nouveau tournant se dessine dans les années 2000, mettant l'accent sur la modélisation de l'état de conscience associé à une récupération épisodique. Cette mise en avant de l'aspect phénoménologique de l'expérience de *se souvenir* va révéler des contradictions avec les caractéristiques supposées de l'engramme épisodique.

C. Se souvenir : un voyage mental spatialisé

La phénoménologie¹ sous-tendant l'expérience de se souvenir a toujours été considérée comme une caractéristique définissante de la mémoire épisodique puisque, dès la création de ce système de mémoire par Tulving en 1972, celui-ci propose l'existence d'un état de conscience auto-noétique spécifique à la récupération épisodique. Pour rappel, cet état de

¹ Dans cette thèse, nous utilisons le terme phénoménologie tel qu'il est utilisé en philosophie de l'esprit et dans les études de mémoire pour faire référence à l'expérience subjective et sensible, et non pour parler de l'étude d'un phénomène tel que ce terme est utilisé en philosophie analytique.

conscience se définit comme un état de réflexivité sur soi en tant que sujet percevant le monde et ses objets. Il refléterait la sensation de véracité personnelle et le sentiment de « passéité » associé au souvenir.

Comme nous venons de le présenter, les recherches sur la mémoire épisodique se sont d'abord focalisées sur la modélisation du contenu de l'engramme épisodique et sur les modalités de sa ré-évocation/reconstruction/activation lors de la récupération, la mémoire épisodique étant alors conçue en tant que stock mnésique avec un contenu spécifique. La conscience associée à la récupération d'un souvenir était mise à l'écart. Cependant, des expériences de laboratoire interrogeant les participants sur l'état de conscience associé à la récupération (e.g., via une procédure Remember-Know), ont montré que la récupération d'informations de type « quoi », « où », « quand » à propos d'un moment vécu n'est pas nécessairement associée à un état de conscience auto-noétique mais peut impliquer un simple sentiment de familiarité sans conscience de revivre un moment déjà vécu (e.g., Rajaram, 1993). De plus, l'étude de la mémoire autobiographique a également montré que des connaissances personnelles portant sur des événements de son propre passé (e.g., « je sais que j'ai emménagé à Grenoble en 2004 mais je ne revis pas l'événement ») peuvent être récupérées sans conscience auto-noétique (Piolino et al., 2003; Piolino, Desgranges, & Eustache, 2009). La mémoire autobiographique (Conway, 1990; Conway & Pleydell-Pearce, 2000; Conway, Singer, & Tagini, 2004) porte sur l'encodage, le stockage et la récupération d'informations portant sur le « soi » au même titre que la mémoire épisodique. Ces deux formes de mémoire partagent donc une similarité de contenu. En revanche, la récupération d'éléments en mémoire autobiographique peut être épisodique dans le cas d'un rappel d'un événement personnellement vécu associé à un sentiment de reviviscence mais elle peut également être sémantique dans le cas de connaissances sémantiques personnelles ou d'événements répétés. Les études utilisant une procédure remember-know et celles portant sur la mémoire autobiographique mettent donc en évidence la limite de l'évaluation de la mémoire épisodique uniquement sur la base du type de contenu récupéré et soulignent la nécessité d'une prise en compte de l'expérience phénoménologique associée à la récupération.

En 2002, Tulving propose une réactualisation de son modèle de mémoire épisodique ; celui-ci ne met plus l'accent sur les propriétés des informations stockées et récupérées mais sur l'état phénoménologiquement distinctif de la mémoire épisodique qui serait suffisant en soi pour définir ce système. La conscience auto-noétique devient alors l'essence de la mémoire épisodique, permettant de la distinguer de la mémoire sémantique et de la mémoire dite « de type-épisodique » (Clayton & Dickinson, 1998; Clayton, Griffiths, Emery, & Dickinson, 2001;

Suddendorf & Busby, 2003; Suddendorf & Corballis, 2007) que l'on observe chez l'animal (mémoire conservant des informations de type « quoi », « où », « quand »).

C.1. Une nouvelle conception de la mémoire épisodique : le voyage mental dans le passé

Tulving (2002) redéfinit le terme de mémoire épisodique non plus comme le stockage d'événements spatiotemporels particuliers mais comme la capacité de voyager mentalement dans notre propre passé. La capacité de se remémorer un événement vécu n'est plus considérée comme la seule récupération d'éléments contextualisés spécifiques mais bien comme la capacité de faire fi du présent et de l'irréversibilité du temps qui passe pour revivre des événements déjà vécus. Cette capacité de voyage mental dans le passé repose sur trois piliers le rendant possible : le sens de la subjectivité du temps, la conscience auto-noétique et le sentiment de soi. Le sens de la subjectivité du temps permet d'avoir conscience de se trouver dans un moment différent du temps présent. La conscience auto-noétique donne la capacité d'être conscient du temps subjectif au sein duquel le voyage mental intervient. Enfin, pas de voyage mental sans voyageur (« No traveller, no travelling », Tulving, 2002, p2), le sentiment de soi permet de se sentir exister dans un temps subjectivement différent du temps présent. Pour qu'une récupération puisse être considérée comme relevant de la mémoire épisodique, elle va donc nécessiter la présence simultanée de ces trois piliers. La notion de soi par exemple n'est pas suffisante à elle seule pour caractériser une récupération épisodique puisqu'elle peut concerner la récupération d'informations sémantisées en mémoire autobiographique.

Face à ce changement de conception, l'étude expérimentale de la mémoire épisodique évolue. En effet, les épreuves classiques de laboratoire qui interrogent sur la récupération d'informations de type « quoi », « où », « quand », uniquement via des tâches de rappel ou de reconnaissance ne permettent pas d'évaluer la phénoménologie associée à la récupération. La procédure Remember-Know (Gardiner, 2001; Gardiner & Java, 1993; Gardiner, Ramponi, & Richardson-Klavehn, 1998; Tulving, 1985) évalue l'état de conscience associé à la récupération de ces informations en demandant aux participants une introspection consciente du sentiment associé à leur réponse : ont-ils un sentiment de familiarité associé à leurs réponses (réponse know : pas de voyage mental, conscience noétique) ou ont-ils la sensation de revivre un moment du passé (réponse remember : conscience auto-noétique). Cette procédure expérimentale permet ainsi de dissocier conceptuellement les réponses relevant d'une récupération en mémoire épisodique de celles relevant d'une récupération sémantique

ou autre (voir Chapitre 2 section D.2. pour une discussion approfondie de la procédure Remember-Know). Elle permet donc de caractériser l'état de conscience auto-noétique et ses propriétés afin de pouvoir proposer des mécanismes fonctionnels le sous-tendant.

Etant donné l'intérêt expérimental accru pour la phénoménologie associée à la récupération épisodique, les recherches sur la mémoire épisodique ne vont plus mettre l'accent uniquement sur la véracité de la réponse mais également sur les caractéristiques de l'expérience phénoménologique. Pour cela, des paradigmes expérimentaux plus complexes sont élaborés afin d'entraîner des expériences de récupération riches (e.g., certaines tâches de mémoire autobiographique, des situations de laboratoires complexes avec l'aide de la réalité virtuelle). De plus, des questionnaires permettant de caractériser la récupération épisodique sont également élaborés. Il s'agit par exemple de la procédure Remember-Know, du Test Episodique de la Mémoire du Passé autobiographique (TEMPau, Piolino, Desgranges, & Eustache, 2000, 2009), ainsi que d'échelles sur la croyance en la véracité du souvenir, la vivacité du souvenir, l'intensité du sentiment de revivre l'évènement, etc. L'intérêt de ces nouvelles procédures est qu'elles vont ainsi mettre au premier plan des dimensions importantes de la mémoire épisodique peu prises en compte auparavant comme le rôle de l'imagerie mentale lors de la récupération.

C.2. Un lien étroit entre la reviviscence et l'imagerie mentale

L'imagerie mentale visuelle est l'une des caractéristiques de la récupération d'un souvenir épisodique qui a depuis longtemps été pointé par les philosophes (Hume, 1739/1978; James, 1890; Locke, 1690/1959). En effet, la sensation de voyage mental dans le passé et l'intensité du sentiment de revivre un évènement pourrait dépendre de la précision avec laquelle le remémorant réussit à reconstruire visuellement un point de vue sur le souvenir. Rubin et collaborateurs (Rubin, 2005; Rubin & Greenberg, 1998, 2003; Rubin, Schrauf, & Greenberg, 2003) ont souligné l'importance de l'imagerie visuelle dans le sentiment de reviviscence. Dans une étude (Rubin, Schrauf, & Greenberg, 2003), ces auteurs ont demandé à des participants de rappeler un évènement vécu à partir d'un mot indice (e.g., rapporter un évènement vécu en lien avec un arbre). Le rappel de l'évènement est accompagné de 15 échelles, divisées en 3 groupes : des échelles interrogeant sur les sentiments de reviviscence et de véracité associés au souvenir, des échelles interrogeant sur le contenu de ce qui est récupéré (e.g., sensations associées visuelles/auditives, cohérence, aspects spatiaux), et enfin des échelles sur les propriétés de l'évènement rapporté (e.g., date de l'évènement, importance de l'évènement, évènement répété/unique). L'un des principaux résultats est que la force du

sentiment de revivre un évènement est fortement corrélée au niveau d'imagerie visuelle associée au souvenir. De nombreuses manipulations relatives aux mesures auto-rapportées ont également mis en évidence le lien étroit entre imagerie mentale et reviviscence (D'Argembeau & Van der Linden, 2006; Piolino et al., 2006; Piolino, Desgranges, & Eustache, 2009; Piolino et al., 2007; Rosenbaum, Gilboa, Levine, Winocur, & Moscovitch, 2009). De plus, des études en imagerie fonctionnelle spécifiant les aires cérébrales impliquées lors de la récupération d'un souvenir abondent également dans ce sens (Ghaëm et al., 1997; Gilboa, Winocur, Grady, Hevenor, & Moscovitch, 2004; Rosenbaum, Gilboa, Levine, Winocur, & Moscovitch, 2009). Par exemple, l'activation de l'hippocampe, qui serait cruciale pour le sentiment de reviviscence, varierait en intensité en fonction de la vivacité de l'imagerie visuelle et du nombre de détails associés à la récupération du souvenir (Gilboa, Winocur, Grady, Hevenor, & Moscovitch, 2004; Rosenbaum, Gilboa, Levine, Winocur, & Moscovitch, 2009). De même, le précuneus qui est activé lors la récupération d'un souvenir épisodique serait aussi fortement impliqué dans l'imagerie visuelle (Cavanna & Trimble, 2006; Ghaëm et al., 1997). Enfin, des études de patients amnésiques indiquent que le rappel d'évènements chez ces patients est caractérisé par une absence de reviviscence, liée à une imagerie mentale schématique comportant peu de détails (Rosenbaum, Gilboa, Levine, Winocur, & Moscovitch, 2009; Rosenbaum, McKinnon, Levine, & Moscovitch, 2004).

C.3. Une reconstruction de scène spatialisée : la perspective Acteur/Observateur

Au-delà de la richesse et du niveau de détail de l'imagerie visuelle, des auteurs ont proposé que l'imagerie visuelle puisse être divisée en deux systèmes : un système spatial et un système d'objet/descriptif (Farah, Hammond, Levine, & Calvanio, 1988; Rubin, 1995). Le système descriptif permet de caractériser les éléments contenus dans la scène alors que le système spatial permet de les agencer en un ensemble spatialement cohérent. Comme nous l'avons indiqué dans la présentation du modèle MTT, la composante spatiale lors de la récupération épisodique est particulièrement importante puisqu'elle permet une reconstruction du souvenir spatialement cohérente. De plus, cette composante va s'avérer cruciale dans le processus d'imagerie en permettant de recréer une perspective particulière sur le souvenir, en agençant la re-visualisation de la scène selon un certain point de vue.

On distingue classiquement deux types de perspective spatiale pouvant être expérimentées lors de l'évocation d'un souvenir : une perspective d'*acteur* et une perspective de *spectateur* (Nigro & Neisser, 1983). La perspective d'acteur est caractérisée par le fait que le remémorant accède à l'évènement comme s'il le voyait depuis ses propres yeux. Dans ce type

de perspective, la personne ré-accède à la perception visuelle expérimentée lors de l'encodage, autrement dit, elle adopte un rôle d'acteur dans le souvenir en ré-évoquant l'évènement comme si elle était en train de le vivre. À l'inverse, dans la perspective de spectateur, le remémorant se voit dans la scène qu'il visualise. Il adopte donc un point de vue externe sur l'évènement qu'il a antérieurement vécu en se visualisant lui-même en train de vivre l'évènement, tel un spectateur face à une scène.

Plusieurs études utilisant également des questionnaires auto-rapportés sur des événements autobiographiques (Lemogne et al., 2006; Nigro & Neisser, 1983; Piolino et al., 2006; Robinson & Swanson, 1993; Talarico & Rubin, 2003, 2007) indiquent que les souvenirs réellement épisodiques accompagnés d'un sentiment de conscience auto-noétique sont majoritairement revus depuis une perspective d'acteur. À l'inverse, les événements rappelés depuis une perspective de spectateur seraient des événements autobiographiques sémantisés, associés dans une moindre mesure, voire non associés, à un état de conscience auto-noétique, et donc non caractéristiques de la mémoire épisodique. Libby (2003) a évalué l'état de conscience (noétique vs. auto-noétique) avec une procédure Remember-Know. Cette étude montre que le rappel d'évènements associés à une réponse know est davantage accompagné d'une perspective de spectateur alors que le rappel d'évènements associés à une réponse remember est davantage associé à une perspective d'acteur (voir aussi Crawley & French, 2005). De plus, dans cette même étude, l'auteur a proposé une tâche d'imagerie mentale sur des événements nouveaux. L'adoption d'une perspective d'acteur sur ces événements nouveaux poussait les participants, dans une deuxième phase, à se les remémorer plus souvent comme ayant été réellement vécus que les événements nouveaux sur lesquels une perspective de spectateur avait été prise. Ce dernier résultat met clairement en évidence le rôle causal du point de vue d'acteur dans l'émergence d'un état de conscience auto-noétique et souligne ainsi son importance dans la phénoménologie de la mémoire épisodique.

Pour résumer, les études sur la phénoménologie accompagnant l'accession mentale à un événement vécu ont mis en lumière un point fondamental caractérisant la mémoire épisodique : un état de conscience auto-noétique est présent lors de la récupération, permettant un fort sentiment de reviviscence. De plus, la présence d'une imagerie visuelle spatiale caractérisée par un point de vue d'acteur sur l'évènement revécu serait déterminante dans l'émergence de cet état de conscience et se devrait donc d'être incluse dans la modélisation de la récupération d'informations en mémoire épisodique. Cela soulève donc à nouveau l'importance du traitement de l'espace en mémoire épisodique en mettant en avant la capacité

à accéder au point de vue égocentré initialement vécu. En effet, c'est bien la re-crédation du point de vue égocentré initialement vécu lors de la récupération épisodique qui colorerait le rappel de l'événement vécu d'un état de conscience auto-noétique, permettant ainsi de le distinguer de la récupération d'un événement sémantisé. Cependant, les modèles d'indexage de l'hippocampe ont mis l'accent sur le rôle de la représentation allocentrée dans le liage des différents éléments constitutifs du souvenir, sans implication de la représentation égocentrée ; ils ne permettent donc pas de décrire cette phénoménologie particulière associée à la récupération épisodique. D'autant que selon ceux-ci, la récupération passe par la réactivation d'une représentation allocentrée désincarnée de l'expérience sensorielle égocentrée expérimentée à l'encodage, ce qui semble contradictoire avec les caractéristiques phénoménologiques de l'expérience de souvenir.

Pour résoudre cette contradiction entre la nature présumée allocentrée du contenu de l'engramme épisodique et la nature égocentrée de l'expérience phénoménologique épisodique, des auteurs (Bird, Bisby, & Burgess, 2012; Burgess, Becker, King, & O'Keefe, 2001; Byrne, Becker, & Burgess, 2007) ont proposé une extension du modèle MTT en introduisant des mécanismes permettant de rendre compte des phénomènes d'imagerie spatiale présents lors de la récupération. Les deux représentations spatiales, allocentrée et égocentrée, seraient impliquées d'une manière complémentaire en mémoire épisodique. La représentation allocentrée le serait lors de l'encodage et du stockage de l'engramme au niveau de l'hippocampe en jouant le rôle de charpente spatiale du souvenir, alors que la représentation égocentrée serait fortement impliquée dans la phénoménologie du souvenir, lors de sa récupération.

D. De la carte allocentrée à la phénoménologie égocentrée : le modèle

BBB

Le modèle BBB (pour Byrne, Becker, & Burgess, les auteurs initiaux de ce modèle, voir Bird, Bisby, & Burgess, 2012; Bird & Burgess, 2008; Burgess, Becker, King, & O'Keefe, 2001; Byrne, Becker, & Burgess, 2007) est similaire au modèle MTT (Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998) en ce qui concerne le format allocentré de l'engramme stocké en mémoire épisodique et le rôle de l'hippocampe dans le traitement allocentré de l'espace. Son aspect novateur concerne la modélisation du processus d'imagerie lors de la récupération d'un souvenir. Les auteurs proposent un modèle constitué de mécanismes fonctionnels sous-tendant l'émergence du point de vue égocentré et envisagent également le

réseau cérébral impliqué dans ces mécanismes (cf. Figure 6). Bien qu'avant tout centré sur la mémoire spatiale, ce modèle rend également compte de la mémoire épisodique puisqu'il définit des mécanismes permettant la re-crédation d'un point de vue égocentré sur un évènement précis intervenu dans un lieu particulier. Ainsi, le processus d'imagerie mentale égocentrée interviendrait suite à la réactivation de la carte cognitive relative à l'évènement vécu. Les informations allocentrées de l'hippocampe seraient alors transformées en un point de vue égocentré particulier sur la scène au sein du cortex pariétal médian (dont le précuneus). Cette transformation s'effectuerait via un processus de transfert intervenant au niveau du cortex pariétal postérieur et du cortex rétrosplénial par l'intermédiaire des cellules de direction de la tête (cellules contenant des informations d'orientation de la position du corps).

Les auteurs expliquent ainsi également la création de l'engramme allocentré. En effet, les perceptions étant par nature égocentrées, le mécanisme de transformation serait nécessaire pour permettre l'intégration des différents points de vue égocentrés en une seule carte allocentrée. Le mécanisme de transformation allocentré-égocentré serait ainsi réversible et son utilisation aurait lieu tant au niveau de l'encodage que lors de la récupération. Le mécanisme permettant ce processus de transformation est également spécifié par ce modèle. Lors de l'encodage, la transformation des informations rétinienues égocentrées nécessite de pouvoir toutes les unifier en une seule représentation allocentrée. Cette transformation s'effectuerait via un processus dynamique de mise à jour des informations égocentrées lorsque le corps se déplace grâce à la prise en compte des informations relatives aux mouvements du corps. Ces dernières, appelées idiothétiques, renvoient aux sensations proprioceptives, vestibulaires et aux efférences motrices. Elles peuvent concerner tant un déplacement du corps entier en portant sur les récepteurs sensoriels des jambes et du buste qu'un simple mouvement de l'œil, impliquant les récepteurs sensoriels des globes oculaires. La présence d'un mécanisme de mise à jour lorsque le corps se déplace, et que par conséquent les perceptions égocentrées changent, permet de donner une continuité à la multiplicité des points de vue égocentrés expérimentés et permet finalement d'avoir la sensation que nos perceptions sont unifiées et non pas morcelées. La perception d'un environnement unique permet d'en extraire des invariants et des relations objet-objet, ce qui aboutit à la création d'une carte cognitive allocentrée. Le processus en jeu dans cette actualisation continue des informations égocentrées sur la base des informations idiothétiques est appelé *mise à jour égocentrée* ; il est d'un intérêt majeur pour cette thèse d'où le fait que nous reviendrons souvent sur celui-ci.

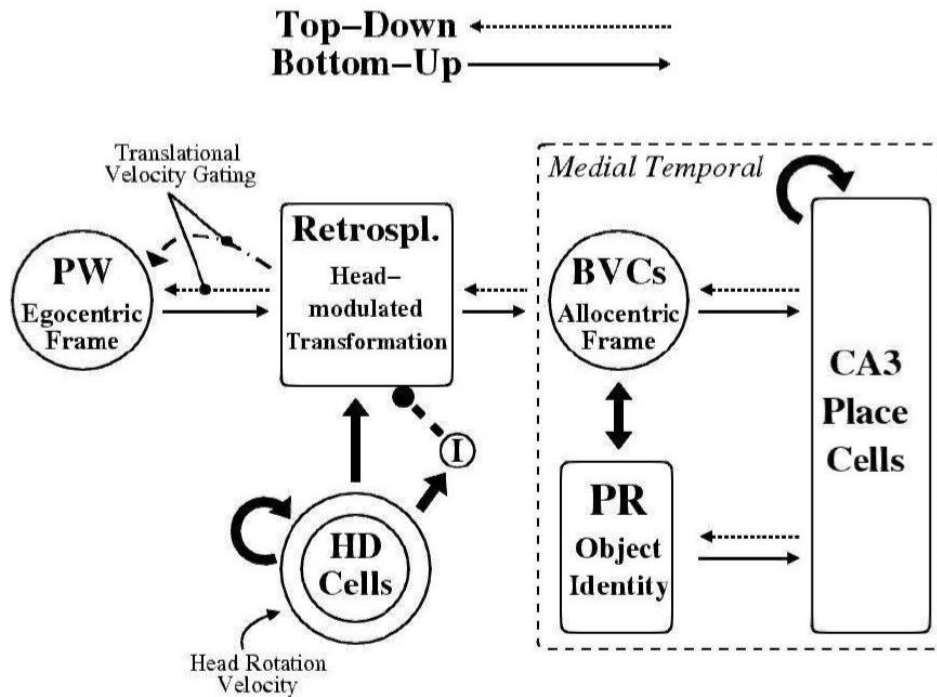


Figure 6 : extrait de Byrne, Becker, & Burgess (2007). Présentation schématique du modèle BBB. Chaque forme présente un ensemble de neurones. Ces ensembles sont interconnectés. Les liens Bottom-Up indiquent les processus se déroulant lors de l'encodage alors que les liens Top-Down font référence aux étapes de la récupération.

Lors de la récupération, l'activation de la carte allocentrée permet la ré-instanciation des caractéristiques spatiales contextuelles de l'évènement. Cette représentation est primordiale car elle détermine et contraint la re-cr  ation du point de vue   gocentr   en permettant de g  n  rer un point de vue sur une sc  ne spatialement coh  rente. Par cons  quent, le r  le de la repr  sentation allocentr  e reste essentiel dans la m  moire   pisodique. Elle est encod  e    long terme, elle constitue le noyau du souvenir car elle sert de support et contraint l'imagerie   gocentr  e constitu  e    partir de celle-ci.

La perspective   gocentr  e exp  riment  e par le rem  morant est une projection   gocentr  e form  e    partir de la carte spatiale allocentr  e. Pour qu'une perspective   gocentr  e sur la sc  ne soit cr   e, la position dans l'espace ainsi que l'orientation du regard sont deux param  tres n  cessaires. Les cartes allocentr  es encod  es    long terme contiendraient l'information sur la position dans l'espace du rem  morant lors de l'  pisode initial. L'orientation serait d  termin  e par le syst  me de cellules de direction de la t  te dans le circuit de Papez, qui permettrait d'orienter la perspective   gocentr  e sur la sc  ne spatiale. De plus, une imagerie mentale dynamique permettant l'exploration de la sc  ne serait possible gr  ce    la mise en   uvre du processus de mise    jour   gocentr  e sur la sc  ne spatiale r  activ  e (Bird,

Bisby, & Burgess, 2012). Par conséquent, la représentation égocentrée est seulement recrée lors de la récupération, elle n'est pas conservée à long terme et peut être considérée comme un épiphénomène émergeant transitoirement lors de la récupération.

Bien que proposant d'expliquer les mécanismes à la base de la mémoire épisodique, ce modèle rend surtout compte du fonctionnement de la mémoire spatiale et de l'imagerie mentale sur un espace donné. En effet, le mécanisme de création du point de vue égocentré permet de recréer un point de vue expérimenté lors de l'évènement initial mais il permet également de créer un point de vue nouveau, voire imaginé, sur un environnement. Seule la position du participant étant mémorisée à long terme avec la carte cognitive, la question du mécanisme permettant l'accès à l'orientation originale sur l'évènement peut alors se poser si aucun mécanisme ne permet de la conserver. Comme nous l'avons vu précédemment, il semble que ce soit l'accès à la perspective initialement vécue (i.e., perspective d'acteur), et seulement celle-ci, qui accompagne l'émergence de la sensation de conscience auto-noétique. Par conséquent, pour expliquer pleinement le phénomène de récupération épisodique, il apparaît nécessaire de proposer un mécanisme de mémorisation du point de vue initial qui permette son évocation ultérieure.

E. Le modèle de Gomez et collaborateurs : la mémoire épisodique comme processus et non plus comme trace

Afin de résoudre le problème de la mémorisation du point de vue vécu et proposer un mécanisme d'émergence de la conscience auto-noétique, Gomez et collaborateurs (Gomez, 2011; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009; Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud, 2014; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012) ont adapté le modèle BBB en envisageant de prendre en compte des phénomènes procéduraux dans les traitements sous-tendant la mémoire épisodique. En effet, l'émergence de l'état de conscience auto-noétique lors de la récupération peut provenir de deux sources distinctes. Celui-ci peut être soit une propriété contenue dans la trace épisodique qui s'impose consécutivement à l'activation de l'engramme, soit une propriété émergeant de l'état du système au moment où le processus de récupération se déroule.

Gomez et collaborateurs soutiennent la seconde proposition en s'opposant au fait que la conscience auto-noétique est une propriété de la trace elle-même et en postulant que celle-ci dépend d'une mémoire des procédures effectuées lors de l'encodage. Ces auteurs s'écartent ainsi d'une modélisation du système épisodique basée sur une trace encodée à long terme et

contenant l'ensemble des éléments sous-tendant la phénoménologie de la récupération épisodique. Ils vont ainsi à contresens des modèles abstractifs qui supposent qu'un souvenir est réductible à la réactivation d'une représentation stockée en mémoire (e.g., une carte cognitive dans le cadre du modèle MTT). À l'inverse, ils proposent qu'un mécanisme basé sur la mémorisation de processus lors de l'encodage sous-tende l'émergence d'un état distinctif lors de la remémoration d'un événement vécu. L'expérience de conscience autoévidente reposerait donc sur les caractéristiques du processus de reconstruction du point de vue visuel égocentré lors de la récupération épisodique, ces caractéristiques étant déterminées notamment par la mémorisation des opérations effectuées à l'encodage. Ainsi, si un point de vue égocentré a été expérimenté à l'encodage, les propriétés du processus de création de ce même point de vue seront différentes de celles portant sur la création d'un point de vue non expérimenté, ne bénéficiant pas d'une mémoire des opérations préalablement effectuées.

Ce type de modélisation de la mémoire a été développé dans les modèles dits attributionnels de la mémoire (Jacoby, 1991; Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989; Whittlesea, 1993). Ceux-ci postulent que le ressenti de mémoire est dû à la détection par le système qu'un traitement s'est effectué d'une manière facilitée (i.e., notion de dextérité relative ou fluence). Ainsi, le traitement d'un item est dit fluent quand il semble facilité et plus aisé à réaliser que le même traitement sur d'autres items. Le système peut ainsi attribuer cette facilitation au fait que le traitement a déjà été réalisé auparavant. Dans un tel cadre, il est nécessaire que le système se soit adapté et ait « mémorisé » le traitement réalisé au préalable. Les modèles attributifs reposent notamment sur le phénomène d'amorçage perceptif qui correspond au fait que le traitement d'un item est plus rapide si celui-ci a été précédé de la présentation de ce même item (Jacoby & Dallas, 1981). Ce phénomène est expérimentalement manipulé lors de tâches de reconnaissance dans lesquelles faire précéder un item à reconnaître d'une amorce subliminale perceptivement similaire augmente le taux de reconnaissances, que l'item ait réellement été appris auparavant ou non (Whittlesea, Jacoby, & Girard, 1990). Ainsi, la sensation de mémoire ne serait pas la résultante de l'activation d'une trace en mémoire mais serait plutôt liée aux caractéristiques du traitement en cours d'un stimulus. Par conséquent, la sensation de mémoire devient une propriété émergente liée à la mémorisation à long terme des traitements effectués.

Gomez et collaborateurs ont donc utilisé la conception des modèles attributionnels de la mémoire pour expliquer l'émergence de l'état de conscience autoévidente. Pour cela, ils ont proposé de se placer dans le cadre du modèle BBB et de doter le processus de transformation allocentré-égocentré d'une mémoire des procédures effectuées à l'encodage. En effet, on peut

supposer que la transformation des informations égocentrées en une carte cognitive allocentrée lors de l'encodage soit mémorisée lorsque le système effectue ce traitement. Si cette transformation est mémorisée, alors l'opération inverse qui consiste à transformer l'information allocentrée en une information égocentrée devrait être facilitée sauf si le point de vue recréé ne correspond pas à celui qui a été transformé initialement. Par conséquent, c'est la sensation d'une fluence/facilitation lors de la construction du point de vue égocentré à partir de la représentation allocentrée qui détermine si le point de vue expérimenté est bien l'original et qui fait émerger ainsi la sensation de conscience auto-noétique. Si le point de vue recréé n'est pas l'original, comme ce dernier ne bénéficie pas d'une mémorisation antérieure, son traitement ne sera pas facilité. Cette proposition parcimonieuse évite l'accumulation d'informations égocentrées multiples à stocker et propose un mécanisme précis et testable sur l'émergence de l'état de conscience auto-noétique lors de la récupération. De plus, elle envisage un mécanisme permettant de dissocier un point de vue imaginé d'un point de vue vécu sur une scène. Cet apport est crucial car, en tant qu'expérience consciente d'accès à une imagerie visuelle, il s'avère nécessaire de distinguer la mémoire épisodique de l'imagination ou du rêve (ce point sera développé dans les sections B et C du Chapitre 2). Enfin, ce modèle propose une conception novatrice de la mémoire épisodique puisque celle-ci n'est plus définie par un contenu spécifique stocké à long terme, mais par les propriétés du processus de transformation au moment où celui-ci s'effectue.

Un des points-clés du modèle de Gomez et collaborateurs est la mise en avant du processus de transformation pour le fonctionnement de la mémoire épisodique. En effet, ce processus devient crucial puisque l'absence de reconstruction d'un point de vue égocentré signifie également que l'état de conscience auto-noétique ne peut pas émerger. Si l'état de conscience auto-noétique ne peut pas émerger, alors il n'y a pas de mémoire épisodique mais uniquement une mémoire sémantique donnant accès à des événements sémantisés sans sensation de reviviscence. Gomez et collaborateurs ont donc testé l'importance du processus de transformation dans la mémoire épisodique en le comparant au processus de création d'une carte allocentrée sans nécessité de transformation. Cette manipulation leur permet d'opposer leur modèle aux modèles MTT et BBB qui proposent que la représentation allocentrée soit la seule représentation pertinente pour la mémoire épisodique. En effet, même dans le cadre du modèle BBB, le processus de transformation reste un épiphénomène lors de la remémoration et ne comprend pas de capacités de mémoire à long terme. Ce processus de transformation est décrit dans le modèle BBB comme une mise à jour des informations égocentrées reposant sur des informations idiothétiques (Byrne, Becker, & Burgess, 2007). L'opérationnalisation de la

comparaison entre le processus de transformation et la création de la carte allocentrée va donc opposer des informations égocentrées dynamiques centrées sur soi, maximisant le processus de mise à jour égocentrée (et donc le mécanisme de transformation), à des informations centrées sur l'environnement, maximisant la création de liens entre les différents éléments de l'environnement indépendamment de soi (et donc un processus allocentré).

Afin de tester le rôle prépondérant du processus de mise à jour égocentrée en mémoire épisodique, Gomez et collaborateurs ont maximisé lors de l'encodage la présence d'un processus de mise à jour égocentrée ou d'un processus allocentré. L'hypothèse est que les items appris lors de la réalisation d'un traitement de mise à jour égocentrée devraient être mieux et plus facilement récupérés et, crucialement, devraient être accompagnés davantage d'un état de conscience auto-noétique que les items appris lors de la réalisation d'un traitement allocentré. Une étude comportementale (Gomez, Rousset, & Baciú, 2009) appuie cette hypothèse en montrant que, lors de l'apprentissage de stimuli verbaux (noms d'oiseaux), le type de traitement spatial réalisé conjointement module leur récupération. La récupération des noms d'oiseaux appris simultanément à la réalisation d'une mise à jour égocentrée est accompagnée de davantage de réponses Remember que ceux appris simultanément à la réalisation d'un traitement allocentré, que cela soit dans une tâche de rappel ou de reconnaissance. Une étude effectuée en IRM fonctionnel (Gomez, Cerles, Rousset, Lebas, & Baciú, 2013) utilisant un protocole similaire, a également montré que la reconnaissance de mots appris lors de la réalisation d'une mise à jour égocentrée s'accompagnait d'une augmentation de l'activation de plusieurs aires cérébrales reconnues comme importantes en mémoire épisodique, dont le précuneus. Comme nous l'avons vu précédemment, le précuneus est une aire spécialement impliquée dans l'imagerie visuelle et dans le sentiment de soi, notamment lors de la récupération d'événements épisodiques (Cavanna & Trimble, 2006). Par ailleurs, la reconnaissance des mots appris lors de la réalisation d'un traitement allocentré n'entraînait aucune activation spécifique relativement à la condition de mise à jour égocentrée.

D'un point de vue neuropsychologique, Gomez et collaborateurs ont posé l'hypothèse d'un déficit du processus de mise à jour égocentrée chez les personnes présentant une amnésie hippocampique antérograde. Ce déficit serait à la base de l'incapacité qu'ont ces personnes à revivre un événement vécu et à accéder à un état de conscience auto-noétique (Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud, 2014; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012). Les modèles MTT et BBB proposent, quant à eux, que l'amnésie hippocampique soit caractérisée par un déficit du traitement des informations allocentrées (King, Burgess, Hartley, Vargha-

Khadem, & O'Keefe, 2002; Moscovitch, Nadel, Winocur, Gilboa, & Rosenbaum, 2006; Moscovitch et al., 2005). Des travaux ont en effet montré que des patients atteints d'une amnésie hippocampique sont capables de se souvenir de la position apprise d'un élément dans l'environnement s'ils revoient l'environnement depuis le même point de vue que celui appris, ce qui permet de supposer que traitement égocentré de l'espace est préservé. En revanche, si l'environnement est vu depuis un nouveau point de vue lors de la récupération, alors les patients échouent à la tâche (Hartley et al., 2007; King, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2002; King, Trinkler, Hartley, Vargha-Khadem, & Burgess, 2004). Dans une vue de la cognition spatiale basée sur la dichotomie allocentré-égocentré et en accord avec les modèles BBB et MTT, l'échec dans cette dernière condition est expliqué par une incapacité à encoder une représentation allocentrée de l'environnement. Selon Gomez et collaborateurs, ce déficit peut également être expliqué par un déficit de mise à jour égocentrée (Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012). Pour le montrer, ces auteurs ont donc testé les déficits spatiaux de patients présentant une amnésie hippocampique, afin de dissocier un déficit du traitement allocentré d'un déficit de mise à jour égocentrée. Deux études ont évalué si ces patients présentent un déficit concernant l'utilisation des informations idiothétiques nécessaires à la mise à jour égocentrée par rapport à l'utilisation d'informations environnementales de type allocentré (Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud, 2014; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012). Ces patients devaient apprendre des trajets, soit en se déplaçant pour effectuer eux-mêmes le trajet, soit en observant un expérimentateur effectuant le trajet. Les résultats montrent que les patients ne présentent aucun déficit pour apprendre des trajets sur la base de l'observation de l'expérimentateur, alors qu'ils sont déficitaires lorsqu'ils doivent apprendre le trajet sur la base de leurs propres déplacements. De même, ils sont déficitaires pour récupérer un trajet appris, quelle que soit la modalité d'apprentissage, lorsque la modalité de récupération consiste à effectuer le déplacement eux-mêmes plutôt qu'à dessiner le trajet sur une carte de l'environnement. Par conséquent, il semble que les déficits allocentrés mis en évidence dans des études antérieures soient plutôt liés à un déficit de la mise à jour égocentrée.

En résumé, le modèle de Gomez et collaborateurs décrit un mécanisme original comme pilier de la mémoire épisodique et de sa phénoménologie. La mémoire épisodique serait basée sur une mémorisation, lors de l'encodage, du processus de transformation des informations égocentrées en une information allocentrée. Ce processus de transformation reposerait sur le processus de mise à jour égocentrée. Ces auteurs proposent que la phénoménologie

épisodique repose sur un mécanisme d'attribution évaluant le déroulement du processus de transformation de l'information allocentrée en une information égocentrée visualisable mentalement. Une reconstruction d'un point de vue égocentré perçue comme fluente serait interprétée comme un argument en faveur du fait qu'il s'agit bien du point de vue expérimenté originellement, donnant lieu à la sensation de conscience auto-noétique. La notion même de mémoire épisodique, puisqu'elle renvoie à un état phénoménologiquement spécifique, devient alors une propriété émergente dépendant des caractéristiques du processus de reconstruction d'une imagerie mentale particulière en cours.

F. Objectifs de la thèse

L'objectif de cette thèse est d'évaluer et de développer le modèle de Gomez et collaborateurs (Gomez, 2011; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012). Les arguments expérimentaux que nous avons développés dans la présentation de ce modèle mettent en lumière un avantage du processus de mise à jour égocentrée par rapport au processus allocentré lorsque celui-ci sert de contexte d'encodage. De plus, des troubles de mémoire épisodique sont accompagnés d'un déficit du traitement de mise à jour égocentrée et non du traitement allocentré en tant que tel lorsque celui-ci peut être réalisé sur d'autres bases que sur la mise à jour égocentrée. Ces manipulations expérimentales ont essentiellement visé à confronter la proposition de Gomez et collaborateurs aux modèles spatiaux classiques de mémoire épisodique que sont les modèles MTT et BBB. Les résultats appuient ainsi le modèle de Gomez et collaborateurs en démontrant que l'utilisation d'informations égocentrées dynamiques et centrées sur soi est davantage liée à la mémoire épisodique que celle d'informations environnementales décentrées de soi. Bien que cruciaux pour la compréhension du fonctionnement de la mémoire épisodique, ces résultats ne permettent cependant pas de tester certaines composantes originales du modèle de Gomez et collaborateurs.

Ainsi, la proposition selon laquelle la conscience auto-noétique reposerait sur un mécanisme d'attribution n'est pas du tout abordée. En effet, comme nous allons le voir, le fait que la conscience auto-noétique puisse être liée à un tel mécanisme suscite des débats au sein même des modèles d'attribution. De plus, Gomez et collaborateurs proposent un mécanisme bien précis sous-tendant ce type d'attribution. Il s'agit donc de tester si une modulation des propriétés du déroulement du mécanisme de mise à jour égocentrée peut donner effectivement lieu à une attribution de sensation mnésique. De même, Gomez et collaborateurs ne spécifient

que très peu le fonctionnement du processus de transformation et ses propriétés alors que ce processus apparaît crucial pour la compréhension de la mémoire épisodique. Ces auteurs supposent que ce processus est réversible et qu'il comporte des propriétés similaires lorsqu'il s'effectue en ligne lors de déplacements réels et lorsqu'il s'effectue hors-ligne, dans le sens inverse, lors de la récupération via une simulation mentale. Or, certains résultats suggèrent que la simulation mentale du processus de mise à jour égocentrée ne comporte pas nécessairement les mêmes propriétés, notamment celle d'automatisme, que celles du processus de mise à jour lorsqu'il s'effectue en ligne sur la base de mouvements réels (Farrell & Robertson, 1998).

Les objectifs de cette thèse consistent à tester ces deux aspects encore lacunaires du modèle. Un premier axe concernera l'aspect attributionnel du modèle, en faisant un état de la littérature et en testant expérimentalement, lors d'une tâche de reconnaissance, si une modulation artificielle de la fluence du processus de mise à jour égocentrée modifie les attributions d'état de conscience autoconsciente. Un deuxième axe de la thèse visera à mieux cerner le fonctionnement du processus de mise à jour égocentrée au regard de la littérature récente ainsi que ses particularités selon qu'il s'effectue lors de mouvements réels ou lors d'une simulation mentale. Il s'agira notamment de déterminer si l'automatisme du processus de mise à jour égocentrée en ligne a des conséquences sur son lien à la mémoire épisodique.

En résumé, ce chapitre décrit les conceptions de la mémoire épisodique ayant conduit au modèle de Gomez et collaborateurs, modèle qui sera évalué expérimentalement dans cette thèse. La conception initiale de la mémoire épisodique posée par Tulving en 1972 fait état à la fois d'un **engramme avec un contenu spécifique caractérisant l'épisode (le « quoi », le « où » et le « quand »)** et d'une **expérience mentale particulière caractérisée par la conscience auto-noétique**.

L'apport des recherches sur l'espace met l'accent sur la modélisation de la composante « où » de l'engramme. Ces conceptions soulignent **l'importance du traitement allocentré de l'espace dans la mémoire épisodique, faisant de celui-ci la clé de voûte de l'engramme**. Les informations factuelles stockées dans l'engramme épisodique seraient organisées spatialement selon la composante allocentrée du lieu dans lequel s'est déroulé l'événement encodé.

Au début des années 2000, l'accent est mis, cette fois, sur l'expérience phénoménologique accompagnant la récupération épisodique. Des études montrent que, lors de la remémoration d'un souvenir, **la conscience auto-noétique s'accompagne d'une imagerie mentale visuelle de nature égocentrée**.

Le modèle BBB concilie ces deux aspects spatiaux de la mémoire épisodique (allocentré pour l'organisation du contenu de l'engramme et égocentré pour l'expérience phénoménologique) en proposant **un mécanisme de transfert présent à l'encodage et lors de la récupération**. Lors de la récupération, il permettrait de recréer une imagerie égocentrée à partir de l'activation d'un engramme allocentré. La nature de la mémoire épisodique reste ainsi fondamentalement basée sur une trace allocentrée.

S'inspirant des conceptions attributionnelles de la mémoire, Gomez et collaborateurs vont opérer un basculement en proposant que **la mémoire épisodique ne soit plus déterminée par la mémorisation de traces, mais par celle des procédures de traitement réalisées lors de l'encodage**. Le mécanisme de transfert du modèle BBB serait doté d'une mémoire des opérations réalisées à l'encodage, qui permettrait l'émergence de la conscience auto-noétique en donnant la sensation d'une récréation facilitée du point de vue égocentré expérimenté à l'encodage.

AXE 1. Sentiment de mémoire et attribution de fluence

Chapitre 2. La mémoire épisodique comme attribution basée sur une fluence des processus

Preamble

La majorité des modèles de mémoire épisodique présentés dans le chapitre 1 (i.e., modèles GAPS, MTT et BBB) sont des modèles abstraits car ils postulent que la mémoire repose sur l'encodage, le stockage et la récupération de représentations mentales. Il s'agit de représentations au sens fort puisque chaque représentation encodée renvoie à un seul et même événement vécu, le but du traitement mnésique étant alors défini comme la récupération de cette représentation. Ainsi, ces modèles de mémoire épisodique doivent rendre compte des différentes étapes de traitement de la représentation et de son format. De plus, la phénoménologie associée à la récupération d'un souvenir sera intimement liée à l'intervention de cette représentation lors de la récupération.

Les modèles dits attributionnels proposent un autre déterminisme pour rendre compte du sentiment de mémoire. Ils envisagent en effet de nouveaux mécanismes pour expliquer les phénomènes de mémoire, mécanismes qui ne nécessitent pas le recours à la notion de représentation. La mémoire n'est plus abordée comme une fonction cognitive en soi, avec un réseau spécialisé dédié au stockage des représentations mnésiques, mais comme un phénomène émergent. La mémoire reposerait alors sur l'interprétation de caractéristiques de traitements « non-mnésiques » en cours de déroulement. Ces traitements sont considérés comme non-mnésiques car leur but n'est pas orienté vers l'accès à une représentation stockée mais, par exemple, vers l'action ou la perception. Dans une telle conception, la mémoire se caractérise donc essentiellement en tant qu'expérience ou ressenti mnésique lors du traitement d'un stimulus ou d'une situation.

L'objectif de ce chapitre est de présenter le cadre théorique attributionnel et d'aborder la façon dont l'expérience phénoménologique de reviviscence d'un événement passé est spécifiée par ces modèles. Comme nous allons le voir, alors que la familiarité a souvent été considérée comme un processus pouvant être soumis à des attributions, la conscience auto-évidente semble, quant à elle, non sensible à ces mécanismes. Plusieurs facteurs ont pu

avoir une influence sur cette dichotomie. Par exemple, la manière de tester la phénoménologie associée à la récupération mais également le type de tâche manipulée expérimentalement pourraient être à l'origine de l'exclusion de la conscience auto-noétique du champ des processus attributifs.

A. Quand le sentiment de se souvenir est trompeur : remise en cause de l'importance de la trace encodée

L'importance de l'expérience subjective de mémoire a été mise en avant par Tulving (1985), qui propose que deux formes distinctes de phénoménologie (i.e., la familiarité—récupération associée à une conscience noétique et la reviviscence—récupération associée à une conscience auto-noétique) jouent un rôle moteur dans les études sur la mémoire. Un point crucial dans cette conception de la mémoire (et dans d'autres conceptions abstraites) est que tous les types de phénoménologies mnésiques sont directement liés à l'accès à un système ou à une trace particulière. Ainsi, l'existence de ces deux phénoménologies serait due à la dissociation entre le système mnésique de la mémoire épisodique (pour la reviviscence) et celui de la mémoire sémantique (pour la familiarité), systèmes qui diffèrent sur le contenu et le format des représentations prises en charge (événements particuliers et faits généraux respectivement). Dans ce cadre, une sensation de mémoire serait toujours liée à la réactivation d'un enregistrement passé puisque celle-ci est une propriété de la représentation mnésique encodée. Par conséquent, la sensation de mémoire ne peut être expérimentée que lorsqu'une représentation mnésique est activée. L'existence d'une représentation est ainsi une condition nécessaire et suffisante pour produire un sentiment de mémoire : sans accès à une représentation, pas de sensation mnésique.

Le problème se rattachant à une telle conception de la mémoire et de l'expérience du souvenir est l'existence des fabulations et des faux souvenirs qui consistent à se souvenir à tort d'avoir vécu un événement. Dans de tels cas, une sensation de mémoire existe bel et bien en l'absence de toute représentation relative à l'événement puisque celui-ci n'a pas été vécu. Le syndrome de Korsakoff (Korsakoff, 1889), par exemple, se caractérise par une amnésie antérograde sévère et par une amnésie rétrograde limitée associée à des fabulations et des fausses reconnaissances. Les patients sont convaincus à tort d'avoir vécu un événement ; autrement dit, ils expérimentent un sentiment de mémoire sur un événement qui n'a pas existé (c'est-à-dire en l'absence de représentation encodée). De même, il est possible d'utiliser des informations censées être contenues dans une représentation mnésique mais sans conscience

de mémoire associée. Le syndrome de cryptomnésie (Taylor, 1965), dans lequel les patients reprennent à leur compte sans en avoir conscience une pensée/idée issue d'un événement vécu, en est un exemple.

L'existence de ces dissociations entre la représentation mnésique encodée et l'expérience de souvenir indique donc que le sentiment de mémoire n'est pas nécessairement un signe direct de l'activation d'une représentation mnésique. Cela suggère qu'il est nécessaire qu'un mécanisme supplémentaire d'évaluation de l'état mental lors de la remémoration permette d'établir si le souvenir est réel ou s'il s'agit d'une construction imaginée. La nécessité d'un tel mécanisme pour d'établir le statut *d'évènement passé* implique que l'état mental sur lequel porte cette évaluation sera relativement similaire qu'il s'agisse d'un événement imaginé ou d'une réelle récupération épisodique.

B. La mémoire épisodique comme construction/reconstruction : lien entre mémoire épisodique, imagination et projection dans le futur

B.1. Le voyage mental dans le passé mais aussi dans le futur

La proposition selon laquelle il existerait des liens et des mécanismes sous-jacents communs entre la mémoire épisodique et d'autres fonctions cognitives telles que l'imagination n'est pas nouvelle. En effet, la mémoire épisodique a depuis longtemps été mise en relation avec la capacité à se projeter dans le futur (e.g., Kant, 1869/1981), avec la proposition d'un système épisodique plus large permettant de voyager mentalement dans le temps, que ce soit pour ré-expérimenter des instants de son propre passé ou pour pré-expérimenter son futur. Plusieurs arguments comportementaux attestent d'un fonctionnement similaire entre ces deux fonctions cognitives. Par exemple, les événements ré-expérimenterés ou pré-expérimenterés partagent des caractéristiques phénoménologiques communes selon leur proximité temporelle (D'Argembeau & Van der Linden, 2004). Ainsi, les événements proches temporellement possèdent plus de détails sensoriels et contextuels que les événements distants temporellement, qu'ils soient ré-expérimenterés ou pré-expérimenterés. De même, des différences inter-individuelles telles que les capacités d'imagerie visuelle affectent pareillement les capacités à se projeter dans le futur et dans le passé (D'Argembeau & Van der Linden, 2006). Il est proposé que ces deux fonctions cognitives soient sous-tendues par une même capacité appelée chronesthésie (Nyberg, Kim, Habib, Levine, & Tulving, 2010), capacité définie comme une forme de conscience permettant à l'individu de penser au temps subjectif dans lequel il vit.

Au-delà du rapprochement de la projection dans le futur et de la mémoire sur la base d'une simple capacité commune, certains auteurs proposent un lien entre ces deux fonctions en repensant la forme même de la mémoire épisodique. Ainsi, le système épisodique pourrait être basé sur de la construction, et non de la récupération (en accord avec l'idée de Bartlett, 1932), ayant une fonction plus large que la mémoire elle-même. Cette fonction serait adaptative et viserait à fournir du matériel pouvant être recombinaison pour anticiper le futur en simulant/construisant des scénarios futurs possibles (pour une revue sur l'hypothèse de simulation épisodique constructive, voir Schacter et al., 2012). Dans ce cadre, la mémoire épisodique se doit de traiter les informations vécues afin qu'elles puissent être utilisées de façon flexible par la suite, ce qui suppose un processus de construction relativement similaire entre la reconstruction d'événements vécus et la création de scénarios fictifs, qu'ils interviennent ou non dans le futur. Cette vue s'oppose à la conception plus consensuelle de la mémoire épisodique basée sur l'activation de traces (Squire & Alvarez, 1995; Tulving, 1985). Bien que le modèle GAPS de Tulving (1983) propose également que la mémoire épisodique repose sur une forme de construction via le processus d'ecphorie synergétique, ce système reste uniquement dédié à une fonction mnésique et est dépendant de l'intervention d'une trace mnésique dans le processus ecphorique.

B.2. Au-delà du voyage mental : le lien entre mémoire épisodique, imagination, navigation et théorie de l'esprit

Appréhender la mémoire épisodique comme une construction a permis de supposer que cette fonction allait au-delà d'un simple voyage mental dans le temps. Cela a conduit à envisager des liens avec d'autres fonctions cognitives pouvant également être basées sur des phénomènes de construction. La mémoire épisodique a ainsi été rapprochée d'autres fonctions cognitives telles que l'imagination (construction de scénarios fictifs indépendamment d'une projection de soi), la navigation (dont la construction d'itinéraires spatiaux et de scènes spatialisées) et la théorie de l'esprit (capacité à concevoir mentalement le point de vue d'autres personnes). À l'appui de ce rapprochement, le réseau cérébral activé lors de l'évocation en mémoire épisodique coïncide fortement avec le réseau impliqué dans ces autres fonctions cognitives (Buckner & Carroll, 2007; Hassabis & Maguire, 2007; Mullally & Maguire, 2013; Spreng, Mar, & Kim, 2009). Ce réseau comprend un ensemble d'aires cérébrales telles que l'hippocampe, des régions préfrontales médiales et latérales, le cortex cingulaire postérieur (dont le précuneus), le cortex rétrospénial et le cortex temporal latéral. De plus, les patients présentant une amnésie hippocampique ont également des troubles

associés dans ces diverses fonctions (e.g., projection dans le futur, Andelman, Hoofien, Goldberg, Aizenstein, & Neufeld, 2010; Klein, Loftus, & Kihlstrom, 2002 ; imagination, Hassabis, Kumaran, & Maguire, 2007; Mullally, Hassabis, & Maguire, 2012; Mullally, Intraub, & Maguire, 2012). Deux hypothèses fortes ont été posées pour expliquer le rapprochement de ces diverses fonctions cognitives.

La première proposition de Buckner & Carroll (2007) présente de fortes similarités avec l'hypothèse de simulation épisodique (Schacter & Addis, 2007; Schacter et al., 2012) décrite auparavant. Buckner et Carroll (2007) avancent que ces fonctions cognitives diverses sont sous-tendues par la capacité adaptative à se projeter ailleurs dans l'espace et le temps. Cette projection de soi est définie comme la capacité à adopter une autre perspective que celle perçue dans la situation réelle présente. Ainsi, la mémoire épisodique ne permettrait pas seulement de revisiter un moment du passé mais également de construire des modèles mentaux/simulations, en fournissant une alternative à la situation actuellement perçue. Cela s'effectue via une projection mentale spatiale pour la navigation, une projection pour se mettre à la place d'une autre personne dans la théorie de l'esprit ou, pour l'imagination et la projection dans le futur, en construisant des scénarios fictifs pouvant éventuellement intervenir dans le futur.

Une deuxième proposition formulée initialement par Hassabis et Maguire (Hassabis, Kumaran, & Maguire, 2007; Hassabis & Maguire, 2009, voir aussi Maguire & Mullally, 2013; Mullally & Maguire, 2013) est la théorie de la construction de scène. Elle va à l'encontre du mécanisme de projection proposé par Buckner et Carroll (2007) qui reste malgré tout crucialement centré sur le soi et sur un sens subjectif du temps. Selon cette deuxième proposition, la mémoire épisodique ainsi que les fonctions cognitives associées (imagination, projection dans le futur, navigation et théorie de l'esprit) seraient sous-tendues par un mécanisme de construction de scène rendant spatialement cohérents les événements revécus/anticipés/imaginés. Dans ce cadre, les travaux s'attachent particulièrement à définir le rôle joué par la structure cérébrale de l'hippocampe. L'hippocampe permettrait de générer des scènes spatialisées atemporelles servant de supports à ces diverses fonctions. Un argument fort à l'appui de cette hypothèse est le lien observé entre l'hippocampe et le phénomène d'extension de frontière habituellement observé chez des participants sains dans les études de mémoire épisodique (Intraub & Richardson, 1989; Seamon, Schlegel, Hiester, Landau, & Blumenthal, 2002). Ce phénomène consiste à rappeler ou reconnaître à tort un stimulus ayant des frontières plus étendues que ce qui a été initialement appris (cf. Figure 7). Ce phénomène serait lié à la construction automatique d'informations se trouvant au-delà des frontières de ce

qui est perçu lors de l'apprentissage du stimulus. C'est cette représentation étendue du stimulus qui serait encodée à long-terme et serait, par conséquent, à l'origine des erreurs ultérieures aux tâches de rappel et de reconnaissance.

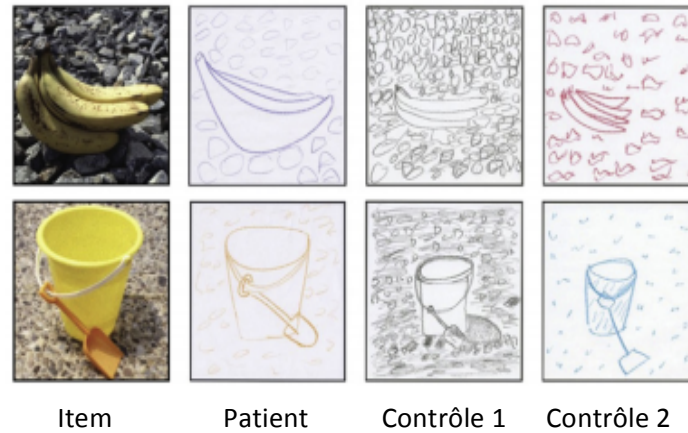


Figure 7: extrait de Mullally, Intraub, & Maguire (2012), p.264. La colonne Item présente les stimuli appris. Les colonnes de droite présentent les rappels dessinés de chaque stimulus appris, pour un patient amnésique (colonne Patient) et pour des participants contrôles (colonnes Contrôle 1 et 2). Le phénomène d'extension de frontière est illustré dans les rappels des contrôles pour lesquels on observe une surestimation de la place prise par le fond sur lequel l'objet est placé.

A l'appui de cette proposition, un fait apparemment contre-intuitif a été fourni par des études impliquant des patients présentant une amnésie antérograde suite à une lésion de l'hippocampe (Mullally, Intraub, & Maguire, 2012). Dans des conditions leur permettant d'effectuer des tâches de mémoire explicite, ces patients ne présentent pas ce phénomène d'extension de frontière (cf. Figure 7). L'absence de ce biais leurs permet ainsi d'avoir des performances mnésiques supérieures à celles des participants contrôles. Les auteurs interprètent ce résultat comme un argument fort en faveur du rôle de l'hippocampe dans la prédiction implicite et continue de l'environnement environnant, extrapolant celui-ci au-delà du champ de vision (Maguire & Mullally, 2013). Par conséquent, le rôle de l'hippocampe ne serait pas mnésique en soi ; il fournirait un mécanisme nécessaire et crucial au fonctionnement de la mémoire épisodique mais non suffisant pour expliquer l'étendue des phénomènes sous-tendus par l'expérience de récupération épisodique consciente. Autrement dit, le mécanisme de construction de scène est nécessaire mais n'est pas suffisant pour rendre compte de la spécificité de l'acte de se souvenir. Afin d'en rendre compte, les auteurs (Hassabis, Kumaran, & Maguire, 2007) soulignent que des aires cérébrales telles que le lobe préfrontal antérieur médian, le cortex cingulaire postérieur et le précuneus s'activent

spécifiquement lors d'une ré-évoation épisodique. Ces activations supplémentaires sont interprétées comme l'ajout d'une familiarité et du sentiment du soi sur la scène spatialisée construite, ce qui permet alors de distinguer la mémoire épisodique de l'imagination et de la projection dans le futur.

Le rapprochement entre la mémoire épisodique et l'imagination en général a ainsi souligné que la récupération épisodique est un phénomène de construction actif à l'inverse d'un visionnage passif d'un enregistrement du passé. Dans ce cadre, il est crucial d'avoir des mécanismes permettant de dissocier la reconstruction d'un événement vécu de la construction d'un événement fictif. Le sentiment de mémoire et de voyage mental dans le temps (i.e., conscience autoéotique), lorsqu'il est associé à l'expérience d'une scène construite ou d'une projection, serait ainsi le déterminant d'une attribution de cette dernière au passé. Par conséquent, modéliser les mécanismes entraînant l'émergence du sentiment de mémoire lors de l'expérience d'une construction mentale, et ce sur quoi ce sentiment s'appuie, s'avère absolument nécessaire pour déterminer le fonctionnement de la mémoire épisodique.

C. L'origine du sentiment de mémoire : vers des modèles attributionnels

Les conceptions attributionnelles de la mémoire s'attachent à modéliser ce qui différencie une expérience mentale interprétée comme de la mémoire d'une expérience mentale interprétée comme non-mnésique. Ces théories proposent que le sentiment de mémoire associé à une expérience mentale soit lié à un phénomène d'attribution permettant de décider de l'origine de cette expérience mentale, c'est-à-dire si celle-ci relève ou non du passé. C'est ce phénomène d'attribution qui donnerait donc lieu à l'expérience subjective de mémoire.

Selon ces conceptions attributionnelles, une expérience mentale présente est toujours non-spécifique ; ce qui est ressenti face à une situation peut être attribué à différentes causes dont l'une est le passé (les autres pouvant se trouver dans la situation présente). Ces théories vont ainsi chercher à comprendre quelles sont les informations que les personnes vont utiliser afin de poser ou non sur l'expérience mentale présente une attribution au passé. Dans ce cadre, l'attribution au passé découle toujours de l'évaluation d'informations se trouvant dans l'expérience mentale et la situation présente. Par conséquent, le même phénomène peut être attribué à différentes causes selon le contexte présent. Par exemple, une même expérience mentale pourra être jugée comme ancienne dans le cadre d'une tâche de mémoire alors qu'elle sera jugée comme positive dans le cadre d'une tâche d'évaluation de valence (Whittlesea,

1993). Le sentiment de mémoire résulte donc de l'interprétation d'une situation présente via un mécanisme de prise de décision établissant que la cause de cette situation est le passé. Ce processus de décision se base sur des heuristiques (règles de décision) particulières permettant de distinguer les expériences mentales renvoyant au passé des expériences mentales non-mnésiques. Plusieurs modèles s'accordent pour proposer que le phénomène mnésique repose sur des mécanismes attributionnels mais ceux-ci diffèrent quant aux heuristiques sous-tendant la prise de décision.

C.1. Le sentiment de mémoire dérivé du contenu de l'expérience mentale : le Source Monitoring Framework

Selon le Source Monitoring Framework (SMF), l'attribution au passé dépend des caractéristiques spécifiques du contenu de l'expérience mentale présente (Johnson, Hashtroudi, & Lindsay, 1993; Lindsay & Johnson, 2000; Mitchell & Johnson, 2000, 2009). Ces caractéristiques peuvent inclure les informations perceptives (e.g., nombre de détails, couleurs, sons), les informations contextuelles (e.g., spatiales, temporelles), les concepts sémantiques, l'émotion et les informations sur les opérations cognitives. Ainsi, ré-expérimenter un événement vécu diffèrera de l'expérimentation d'un événement imaginé car les caractéristiques composant ces expériences mentales seront qualitativement et quantitativement différentes. Par exemple, un événement imaginé devrait être accompagné de moins de détails perceptifs qu'un événement revécu (Johnson, Foley, Suengas, & Raye, 1988; Suengas & Johnson, 1988). L'attribution de mémoire sera alors le résultat d'un processus d'évaluation de la source accumulant les « preuves » en faveur d'une attribution au passé de l'expérience mentale actuelle (Johnson, Raye, Mitchell, & Ankudowich, 2012). Ces preuves se basent sur des heuristiques particulières (e.g., « un souvenir revécu comporte plus de détails perceptifs »). De plus, le processus d'évaluation des preuves elles-mêmes est dépendant des caractéristiques de la situation actuelle telles que la demande expérimentale et le contexte socio-culturel, faisant que des preuves similaires ne seront pas interprétées de la même manière selon le contexte. Le processus d'évaluation étant basé sur des critères laissant place au doute, il peut également se tromper et être biaisé, expliquant certaines distorsions de la mémoire dont le phénomène de fausse reconnaissance.

Plusieurs études ont ainsi montré qu'il est possible de créer des faux souvenirs en modifiant les caractéristiques d'événements imaginés. Par exemple, faire imaginer plusieurs fois à la suite des scénarios fictifs augmente la vivacité de l'imagerie mentale lors de la récupération de ceux-ci, conduisant les participants à croire à tort qu'ils les ont réellement

vécus (Garry, Manning, Loftus, & Sherman, 1996; Goff & Roediger, 1998; Henkel, 2004; Suengas & Johnson, 1988). De même, concernant la flexibilité de l'utilisation des heuristiques comme critère de décision, la consigne donnée aurait un effet sur le nombre de reconnaissances. Ainsi, si les participants sont interrogés d'une manière très précise sur les événements récupérés en mémoire, ceux-ci auront moins de faux souvenirs que si l'interrogation est plus vague (Henkel, Franklin, & Johnson, 2000). Ces résultats mettent en évidence que la situation de rappel en elle-même peut entraîner des variations dans les performances mnésiques, ce qui ne peut pas s'expliquer si l'on suppose que le sentiment de mémoire repose uniquement sur l'activation de traces.

Pour synthétiser la position théorique défendue par le SMF, celui-ci propose que la mémoire repose sur un phénomène attributionnel basé sur des heuristiques permettant de définir la nature de l'expérience mentale. Cependant, ces heuristiques font uniquement référence aux caractéristiques qualitatives et quantitatives du contenu de l'expérience mentale présente. Les processus en jeu et leurs caractéristiques lors de la création de cette expérience mentale ne sont pas pris en compte dans ce modèle et n'entrent pas en considération lors de la prise de décision. Jacoby et collaborateurs (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989), puis par la suite le modèle SCAPE (Whittlesea, 1997) vont proposer d'une manière similaire que la mémoire repose sur un processus d'attribution mais vont modifier les critères d'attribution en incluant également les propriétés procédurales des mécanismes de création de l'expérience mentale présente.

C.2. Un premier lien entre fluence des processus et attribution de mémoire

A l'inverse du SMF, Jacoby et collaborateurs (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989; Jacoby & Dallas, 1981; Jacoby & Whitehouse, 1989; Kelley & Jacoby, 1998) envisagent que les critères d'attribution donnant lieu à l'expérience de mémoire reposent sur une interprétation des caractéristiques des processus en cours et non uniquement sur le contenu de l'expérience mentale présente. L'heuristique guidant le critère d'attribution au passé est la fluence des processus constituant l'expérience mentale présente. La notion de fluence est définie comme la facilité et la vitesse avec laquelle un traitement se déroule. L'existence de la fluence se base sur l'effet de transfert/ou phénomène d'amorçage (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989). Les effets de transferts positifs renvoient au cas où une expérience passée améliore les performances présentes, les rendant plus rapides, plus efficaces ou plus précises, autrement dit plus fluentes. Ces auteurs proposent que les personnes puissent interpréter des variations dans leurs performances comme des signes qu'ils sont en train de réitérer une expérience

passée. La fluence peut être due à un phénomène de mémoire et interprétée comme tel puisqu'une réalisation antérieure similaire a modifié les caractéristiques du même traitement lors de sa réalisation ultérieure.

Il faut préciser que la fluence est nécessairement une notion relative car, pour que des variations de fluence soient détectées, il est nécessaire que celle-ci varie d'un item à l'autre. Par conséquent, la perception d'une fluence sur le traitement d'un item dépend des caractéristiques de ce même traitement appliqué à d'autres items. Un problème soulevé par cette relativité de la fluence est qu'on ne peut pas ou difficilement distinguer si la présence de variations dans les performances est due à une expérience antérieure ou à des variations sur la difficulté des items. Comme nous le verrons, l'existence de cette ambiguïté sur l'origine de la performance peut, en fonction du contexte, générer des fausses reconnaissances.

Dans le cadre de ce modèle, le contexte de la tâche et les motivations des participants sont cruciales dans l'interprétation selon laquelle une fluence est due à de la mémoire (Whittlesea, 1993). Si la fluence intervient dans le cadre d'une tâche de mémoire, la perception de variations dans les performances sera alors interprétée comme liée aux caractéristiques de la tâche et au fait que certains items ont été appris préalablement. En revanche, si la tâche est de juger de la durée de présentation de mots présentés avec des durées différentes, la perception d'une fluence lors de l'identification de certains items pourra être interprétée comme due au fait que ceux-ci étaient présentés plus longtemps que d'autres, ce qui a rendu leur identification plus aisée. Par conséquent, la perception d'une fluence pour traiter une information ne sera pas interprétée de la même façon selon le contexte et ne générera une expérience mnésique que dans le cas où la personne s'attend à expérimenter un effet de mémoire (Whittlesea, 1993). Ainsi, la difficulté pour dissocier si les variations de performances sont dues à une expérience passée ou à des variations des caractéristiques intrinsèques des stimuli utilisés peut produire des comportements différents en fonction du contexte de la tâche (tâche de reconnaissance ou de détection des particularités physiques des stimuli). Cette dépendance au contexte est cruciale pour la conception de la mémoire puisque, si l'expérience subjective de mémoire se base sur l'interprétation des caractéristiques d'un acte en cours d'exécution, cette interprétation se base non seulement sur les caractéristiques intrinsèques de cet acte mais également sur les caractéristiques extrinsèques du contexte dans lequel cet acte se déroule.

Le phénomène de fluence peut s'appliquer à n'importe quel traitement en cours dans l'expérience présente (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989). Il peut s'agir par exemple de la facilité avec laquelle on perçoit un item (fluence perceptive, Jacoby & Dallas, 1981), on

accède au sens d'un item (fluence conceptuelle, Whittlesea, 1993) ou on saisit un objet (fluence motrice, Hayes, Paul, Beuger, & Tipper, 2008; Yang, Gallo, & Beilock, 2009). La fluence perceptive a été l'objet de nombreuses manipulations expérimentales ; celles-ci ont fourni des preuves convergentes à l'appui de la valeur heuristique de la perception d'une fluence comme critère de décision sur l'occurrence d'une expérience passée. Par exemple, le phénomène d'amorçage par répétition montre que la probabilité de percevoir un item présenté très brièvement augmente si ce même item a déjà été vu auparavant (Jacoby & Dallas, 1981). Ce résultat met en relief un effet de transfert positif sur un traitement perceptif lié à un phénomène de mémoire, la perception d'un item étant facilitée/rendue plus fluente si celui-ci a déjà été vu auparavant. Comme l'interprétation de variations sur un même traitement dépend du contexte dans lequel il se déroule, des auteurs ont manipulé expérimentalement la fluence perceptive lors de la phase test d'une expérience de reconnaissance. Il s'agissait de tester si la présence de cette fluence perceptive pouvait être interprétée à tort comme étant due à une expérience passée. Autrement dit, l'objectif était d'observer si la reconnaissance pouvait être biaisée par l'introduction de variations sur les caractéristiques perceptives de présentation des items en situation de test.

Deux grands types de manipulation de la fluence perceptive lors de la reconnaissance ont été utilisés : les variations sur le niveau de masquage/bruit des items et l'amorçage par répétition. Whittlesea, Jacoby et Girard (1990) ont manipulé le niveau de bruit en superposant aux items à reconnaître un masque visuel de bruit dynamique. Le niveau de masquage du mot variait, il pouvait être soit léger (20%), soit fort (40%), les items avec un masquage léger étant donc plus facilement perçus que les items avec un masquage fort. La différence entre les deux niveaux de masquage n'était pas très importante afin que les participants n'en aient pas conscience. Les résultats indiquent que le niveau de masquage influence le nombre de reconnaissances. Les items avec un niveau de masquage bas sont plus souvent jugés comme ayant été appris que les items avec un masquage fort. D'une manière intéressante, un niveau de masquage bas augmente les reconnaissances autant sur les items appris (bonnes reconnaissances) que sur les items nouveaux (fausses reconnaissances). Ce résultat met en évidence qu'une modification des caractéristiques perceptives des items, en situation de test, peut conduire à des sensations de mémoire indépendamment de l'existence d'une expérience antérieure. De même, Jacoby et Whitehouse (1989) ont évalué l'effet de la fluence perceptive sur la reconnaissance en utilisant l'amorçage par répétition. Lors d'une tâche de reconnaissance, les mots à reconnaître étaient précédés d'une amorce subliminale qui pouvait être soit le même mot (essai fluent) soit un mot différent (essai non-fluent). L'amorçage par

répétition augmentant la fluence perceptive, les auteurs s'attendaient à ce que cette fluence soit interprétée à tort par les participants comme étant due à un phénomène de mémoire si ceux-ci n'étaient pas conscients de la présence de l'amorce. À l'appui de cette hypothèse, les résultats montrent que les participants sont plus enclins à juger les mots fluents comme ayant été appris et cela que ces mots aient réellement été appris auparavant ou non. De plus et d'une manière cruciale pour l'hypothèse attributionnelle, augmenter la durée de l'amorce en la rendant visible annule et même inverse cet effet, la fluence perceptive étant alors attribuée à la présence de l'amorce et non à un phénomène de mémoire. Ces expériences sur la fluence perceptive ont déterminantes car elles montrent qu'un sentiment de mémoire peut être biaisé en modulant les caractéristiques physiques d'une situation présente. Ce résultat est en faveur d'un mécanisme d'interprétation de ces caractéristiques et les attribuant à une expérience passée. Etant donné que le sentiment mnésique devient basé sur une interprétation, cela explique qu'il puisse être biaisé dans certaines circonstances par des caractéristiques de la situation de récupération.

Le modèle « Selective Construction And Preservation of Experience » (SCAPE, Whittlesea, 1997) développe et étend le modèle attributionnel de Jacoby et collaborateurs (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989; Jacoby, 1991) en proposant que différentes heuristiques soient responsables d'une attribution de mémoire, au-delà du phénomène de fluence. De plus, il avance que les mécanismes attributionnels sont responsables de l'émergence de n'importe quel état mental, qu'il s'agisse d'une sensation mnésique ou autre.

C.3. La cognition dans son ensemble sous-tendue par des phénomènes attributifs : le modèle SCAPE

La nouveauté du modèle SCAPE (Leboe-McGowan & Whittlesea, 2013; Whittlesea, 1997, 2002; Whittlesea & LeBoe, 2000, 2003; Whittlesea & Williams, 2000, 2001a, 2001b) consiste dans sa généralité. Il s'agit en effet d'un modèle général de la mémoire et du comportement humain, qui propose que tous les événements mentaux puissent être compris en tant qu'interactions entre la mémoire et l'environnement. La mémoire serait un système unitaire (sans distinction entre mémoire épisodique et sémantique) conservant uniquement des connaissances procédurales des expériences vécues (une expérience étant la rencontre de stimuli divers dans des contextes divers avec des objectifs divers). Dans cette perspective, la distinction principale au niveau comportemental concerne la performance réalisée et la subjectivité accompagnant cette performance. Selon ce modèle, les fonctions principales de la

mémoire sont de produire des informations sur un stimulus (la production) et d'évaluer cette production (l'évaluation). La production conditionne la performance sur un stimulus alors que l'évaluation conditionne la subjectivité associée à cette performance. Ces deux fonctions ne serviraient pas uniquement à régir des comportements considérés comme mnésiques mais également l'ensemble des comportements (action, perception, activité mentale, etc.) (cf. Figure 8).

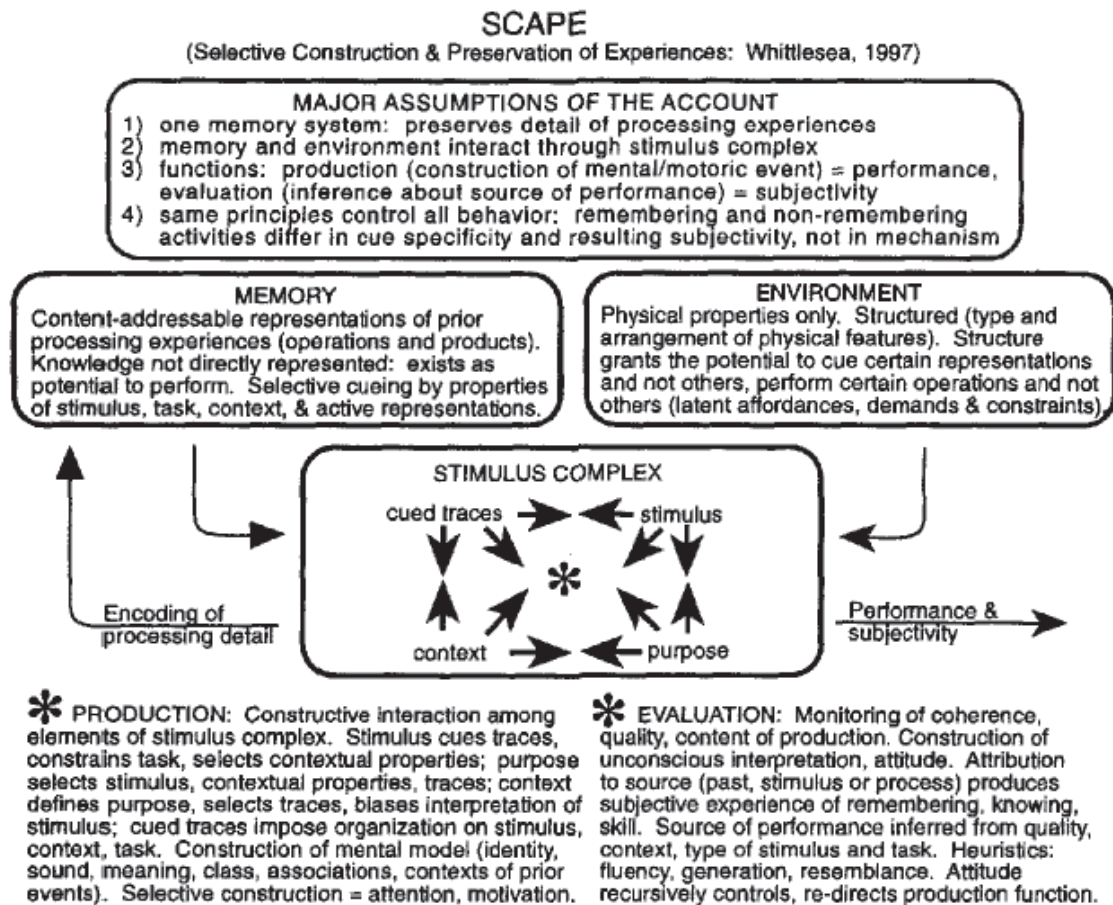


Figure 8 : extrait de Whittlesea & Leboe (2000), fig. 1, p. 102. Hypothèses du modèle SCAPE.

La fonction de production consiste à construire des propriétés associées au stimulus, propriétés non présentes physiquement. Il peut s'agir d'une réponse mentale ou motrice face à un stimulus, permettant par exemple d'agir ou de générer des informations supplémentaires sur celui-ci. Cette production dépend des expériences antérieures pouvant être reliées à l'expérience présente. Il est important de préciser qu'une expérience n'est jamais caractérisée par le stimulus seul mais également par son contexte d'apparition (dont la tâche, l'objectif), ce qui sera appelé le complexe du stimulus. Ce complexe interagit avec les expériences

précédentes mémorisées (i.e., les traces), modulant ainsi la performance produite sur celui-ci. L'intervention possible de diverses traces mnésiques contraint la production, pouvant générer par exemple la dichotomie sémantique/épisodique dans le cadre de tâches de mémoire. L'accès à une production dite sémantique dépendrait de l'intervention de plusieurs traces relatives à des événements différents alors que l'accès à une production dite épisodique serait issu de l'intervention de la trace d'un seul événement spécifique. Bien que la fonction de production soit responsable de différences en termes de performances sur les stimuli et explique ainsi la différence la sémantique et l'épisodique, la subjectivité associée à une performance mnésique ne dépend pas de cette fonction mais de celle d'évaluation. Par conséquent, la simple activité de production ne permet pas de distinguer les activités mentales de reviviscence et d'imagination. En effet, si la fonction de production permet de générer une expérience mentale particulière avec des caractéristiques particulières, l'attribution de cette expérience mentale à une source au passé dépend de l'évaluation faite sur cette production.

La fonction d'évaluation est un processus inférentiel qui consiste à attribuer une attitude sur le stimulus et sur la performance présente. Ces attitudes concernent le stimulus mais également les états mentaux associés émergeant de l'activité de production. L'évaluation donne donc lieu à des sentiments associés à la production mentale et au stimulus. Il peut s'agir, par exemple, d'un sentiment de mémoire ou de nouveauté mais également de sentiments non-mnésiques de type agréabilité/désagréabilité, véracité/fausseté, etc., entraînant ainsi des états mentaux subjectifs différents. Ces inférences consistent à attribuer des qualités mais aussi une source au stimulus présent ou à l'événement mental produit. Il peut s'agir par exemple, dans le cadre d'une tâche de classification, d'attribuer la catégorie venant à l'esprit comme étant due à une connaissance générale. Dans le cadre d'une tâche de mémoire épisodique, il peut s'agir d'attribuer l'événement mental issu de la perception d'un stimulus comme étant dû à un événement passé spécifique. Dans les tests classiques de mémoire de type rappel, la génération de la réponse dépend ainsi de la fonction de production mais le fait de savoir que cette réponse vient bien de l'apprentissage antérieur du stimulus est dû à une évaluation de celle-ci et à une attribution à une expérience passée.

En termes de mécanismes, cette évaluation porte toujours, non sur le stimulus en lui-même, mais sur la qualité et la source de l'événement mental produit lors de la rencontre avec ce stimulus. Ce processus d'évaluation s'apparente donc à un processus de prise de décision sur l'événement mental présent. Ce processus de décision est nécessairement inférentiel et sujet à des erreurs. En effet, selon le modèle SCAPE, aucun critère dans ce qui est produit ne peut être considéré comme fournissant une preuve suffisante pour effectuer un jugement objectif et

absolu. Dans le cadre d'une tâche de mémoire et d'une attribution au passé, la distinction entre remémoration et imagination est un bon exemple car ce qui est produit dans ces deux états mentaux peut être équivalent ; par conséquent, l'attribution de cette production au passé dépend de critères inférés sur la base d'heuristiques.

Le modèle SCAPE distingue trois heuristiques majeures permettant de prendre ces décisions, qui sont utilisées de manière indifférenciée (Whittlesea & LeBoe, 2000), aussi bien pour poser des diagnostics d'expériences passées que dans le cadre de tâches de classification. Ces trois heuristiques sont la *fluence*, la *génération* et la *ressemblance*.

L'heuristique de *fluence* est similaire à celle présentée ci-dessus dans le modèle de Jacoby et collaborateurs (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989). Elle se base sur le principe selon lequel la rencontre préalable d'un stimulus facilite son traitement lors d'une rencontre ultérieure. La perception d'une fluence dans l'acte de production (i.e., un acte de production facilité/accéléré/rendu plus aisé) est donc considérée comme un argument en faveur d'une attribution au passé, donnant lieu à l'émergence d'un sentiment de mémoire. Lorsque la fluence porte sur les caractéristiques du traitement du stimulus lui-même, elle donne lieu à un sentiment de familiarité indifférencié envers ce stimulus, comme elle ne fournit pas d'informations sur la nature de l'expérience passée en lien avec celui-ci.

L'heuristique de *génération*, est basée sur la production d'informations non présentes physiquement, informations issues d'une expérience préalable spécifique lors de laquelle le stimulus présent avait été rencontré. Si les informations générées sont cohérentes et suffisamment vivaces et riches perceptivement, celles-ci peuvent constituer un argument en faveur d'une rencontre passée avec le stimulus. Cependant, la génération d'informations n'est pas une condition nécessairement fiable puisque rien ne permet de dissocier le fait que ces informations sont inventées ou réellement issues d'une expérience passée.

La troisième heuristique est celle de *ressemblance*. Elle postule que le sentiment de mémoire peut être influencé par le niveau de ressemblance entre un stimulus particulier et les propriétés de ce stimulus telles qu'elles sont trouvées en général dans des situations diverses. Par exemple, un participant peut avoir le souvenir d'avoir appris le mot TABLE en phase d'encodage car il sait que l'on trouve généralement ce mot lors d'expériences de mémoire. Autrement dit, il s'agit de voir si les propriétés du stimulus et ce qui vient à l'esprit correspondent à ce que l'on attend en général dans une situation de ce type.

Ces trois heuristiques peuvent être classées en deux types seulement : une heuristique basée sur le contenu de l'information produite (le « quoi ») qui regroupe l'heuristique de

génération et celle de ressemblance et une heuristique basée sur la qualité de la production de l'information, comment celle-ci est produite (le « comment »), qui concerne la fluence. Fondamentalement, ces deux catégories recouvrent différents aspects d'une même expérience, les différentes heuristiques pouvant donc être utilisées simultanément pour effectuer un même jugement. Cependant, selon le contexte, l'utilisation d'une heuristique particulière peut être privilégiée.

Le processus d'évaluation découle en une *perception primitive* qui est interprétée et attribuée à une source particulière. Le modèle SCAPE distingue trois types de perceptions primitives : la cohérence, l'incongruité et la surprise (« discrepancy ») (Leboe-McGowan & Whittlesea, 2013; Whittlesea, 2002). La perception de *cohérence* désigne le cas où tous les aspects présents semblent aller ensemble. La perception d'*incongruité* désigne le cas où l'un des éléments ne semble pas aller avec les autres de façon identifiable et attendue. La perception de *surprise* désigne un sentiment d'étrangeté qui apparaît dans le cas où un aspect ne semble pas aller avec les autres, mais d'une façon indéfinie. Ces trois perceptions primitives ne sont jamais expérimentées en tant que telles. Elles sont interprétées et attribuées à une source pouvant se trouver dans le passé (ce qui génère un sentiment de mémoire), dans la situation présente (pouvant ainsi générer à l'égard du stimulus un sentiment d'agréabilité, de véracité, etc.) ou dans les dispositions actuelles de la personne, comme son humeur ou ses buts (e.g., pouvant générer une sensation de plaisir envers le stimulus). Ce processus d'attribution dépend donc de l'interaction entre les attentes de la personne sur ce que devraient être ses performances (étant donné la situation actuelle), les aspects saillants des traitements en cours et les théories intuitives sur les causes possibles de la situation actuelle.

Dans le cadre d'un sentiment de mémoire, celui-ci résulte toujours de l'attribution de la cause d'une perception primitive au passé. Or seules la cohérence et la surprise, parmi les trois perceptions primitives, peuvent entraîner une attribution au passé et engendrer des sentiments de mémoire mais cela s'effectue d'une façon qualitativement différente selon le type de perception primitive perçue. L'attribution d'une sensation mnésique due à la perception d'une cohérence permet de lier un stimulus aux informations générées (informations pouvant être contextuelles) car les divers éléments forment un tout cohérent, ce qui valide des attentes définies (spécifiques et/ou générales). L'attribution d'une sensation de mémoire basée sur la surprise consiste à avoir des attentes indéfinies qui sont violées d'une manière inattendue. Cela génère un sentiment de différence sur un stimulus par rapport aux autres, ce qui est interprété comme étant dû à une expérience passée. La perception d'une incongruité, en

revanche, ne génère jamais de sentiment de mémoire mais elle peut être impliquée dans des tâches de mémoire en étant responsable du rejet d'un item (Whittlesea, 2002). En effet, l'incongruité consiste en la violation d'attentes définies à propos de ce dont on doit se souvenir, entraînant par conséquent un rejet de la réponse.

Pour résumer, le modèle SCAPE est un modèle général expliquant l'ensemble des performances et des sensations subjectives comme étant liées à la réalisation de deux processus, la production et l'évaluation. Dans le cadre du sentiment de mémoire (sentiment qui nous intéresse pour permettre la distinction entre reviviscence et imagination), le modèle SCAPE propose que celui-ci soit issu de la fonction d'évaluation. Ce sentiment de mémoire résulte de l'utilisation d'heuristiques (fluence, génération, ressemblance) permettant l'émergence de perceptions primitives (cohérence, incongruité, surprise). Ces perceptions sont alors interprétées via des inférences, afin de leur attribuer ou non une origine dans le passé. Par conséquent, le sentiment de mémoire est nécessairement issu d'une inférence émise sur une situation présente particulière. La nature de cette sensation mnésique peut varier en fonction des heuristiques utilisées et de la perception primitive interprétée mais le mécanisme inférentiel et attributif sous-jacent est similaire. Le modèle SCAPE ne propose donc pas de fonctionnement, ni de règle absolue, permettant de prédire l'émergence d'une sensation de mémoire mais propose à l'inverse un système dynamique basé sur l'interaction entre la rencontre d'un stimulus, le contexte de rencontre, l'état actuelle de la personne et ses expériences antérieures. La sensation mnésique émerge ainsi d'un processus dynamique dépendant toujours d'un contexte spécifique.

Dans le champ des modèles attributifs, le modèle SCAPE est le modèle le plus complet et le plus approfondi puisqu'il propose une modélisation de la cognition dans son ensemble et envisage des voies diverses permettant l'émergence d'états mentaux différents. De plus, les processus primordiaux sous-jacents (i.e., l'évaluation et la production) sont similaires quels que soient les états mentaux et performances concernés, ce qui permet de faire des prédictions testables empiriquement sur un grand nombre de phénomènes cognitifs. Le modèle SCAPE a d'ailleurs permis d'établir un corpus expérimental conséquent évaluant ces différentes facettes (e.g., (Leboe-McGowan & Whittlesea, 2013; Leboe & Whittlesea, 2002; Whittlesea, 1993, 1997, 2002; Whittlesea, Jacoby, & Girard, 1990; Whittlesea & LeBoe, 2000, 2003; Whittlesea & Williams, 2000, 2001a, 2001b).

Bien que le modèle SCAPE propose des voies différentes pour l'émergence de différents états mentaux, la phénoménologie de la sensation mnésique est toujours relativement

identique. En effet, le modèle SCAPE dissocie une expérience mnésique portant sur le stimulus lui-même et une sensation mnésique portant sur des informations rappelées non présentes physiquement dans la situation de récupération, mais le sentiment de mémoire se rattachant à ces deux types d'expériences est relativement similaire. Or, on distingue classiquement deux phénoménologies pouvant sous-tendre le sentiment de mémoire : la familiarité et la recollection (aussi appelée reviviscence). La modélisation de cette distinction phénoménologique vient initialement de la conception multi-système de Tulving (1985)². Dans le cadre d'une vue attributionnelle de la mémoire épisodique, il s'avère donc nécessaire d'évaluer si ces deux états distincts peuvent être sous-tendus par des processus inférentiels ou si les modèles attributionnels ne théorisent finalement que l'un de ces deux états.

D. Différents types de sentiments mnésiques : la distinction familiarité/recollection

D.1. La familiarité et la recollection : des processus qualitativement distincts

Le sentiment de mémoire est classiquement dissocié en deux états phénoménologiquement distincts : la familiarité et la recollection. La familiarité est un sentiment de mémoire indifférencié, diffus, donnant la sensation de connaître/d'avoir déjà rencontré auparavant un stimulus. Elle n'apporte aucune information sur le contexte particulier dans lequel ce stimulus a été rencontré. À l'inverse, la recollection concerne le rappel du contexte d'occurrence particulier d'un stimulus, rappel accompagné de la sensation d'être réellement en train de revivre cet événement passé précis (i.e., la conscience auto-noétique). Il est important de préciser que deux composantes différentes sont présentes dans la recollection : le rappel d'éléments associés au contexte de rencontre et la conscience auto-noétique donnant la sensation de voyage mental dans le temps. Le poids de ces deux composantes peut varier lors du ressenti d'un état de recollection. Cependant, dans certains cas, la recollection est considérée uniquement sur la base de la composante de rappel, laissant de côté l'aspect phénoménologique lié à la conscience auto-noétique. La distinction entre la familiarité et la recollection est illustrée dans l'exemple très connu « du boucher dans le bus » rapporté par Mandler (1980). Supposons que l'on rencontre son boucher dans un bus, deux sentiments de mémoire peuvent s'imposer à nous : un sentiment de familiarité, nous savons que nous avons

² Il faut préciser que la distinction familiarité/recollection n'est cependant pas une preuve directe en faveur de la conception multi-système, elle n'est d'ailleurs pas liée uniquement à cette conception théorique de la mémoire.

déjà rencontré cette personne, que nous la connaissons sans arriver à nous souvenir du contexte de rencontre de cette personne ; ou un sentiment de recollection, nous avons reconnu notre boucher et sommes capables de revivre un moment particulier où nous sommes allés lui acheter de la viande.

Une première distinction entre ces deux états phénoménologiques a été avancée par Tulving (1985) qui proposait que ceux-ci soient liés à la récupération d'informations en mémoire dans deux systèmes mnésiques différents. La familiarité concerne la récupération d'informations dans le stock de mémoire sémantique, ce qui explique l'absence de contextualisation et l'impression générale de connaissance liée au stimulus. À l'inverse, la recollection concerne la récupération d'informations en mémoire épisodique associée à un phénomène d'ecphorie synergétique donnant lieu à la sensation de reviviscence associée à la scène revécue. Cette approche multi-système propose ainsi que la distinction familiarité/recollection repose sur des mécanismes d'accès qualitativement différents à des informations mnésiques différentes.

De nombreux auteurs ont également proposé que la distinction familiarité/recollection soit basée sur des processus de récupération qualitativement différents, sans toutefois faire appel à des stocks mnésiques distincts. L'ensemble de ces théories est regroupé sous l'appellation « modèles à double processus » (pour revue, voir Yonelinas, 2002). Atkinson et Juola (1973, 1974) proposent par exemple que la familiarité soit due à une recherche en mémoire rapide, en parallèle et se mettant en place précocement. Suite à la réussite ou à l'échec de la recherche rapide de familiarité, la recollection se mettrait en place via un processus contrôlé et lent permettant de rappeler des éléments contextuels. Mandler (1979, 1980, 1991) propose que la familiarité et la recollection soient des processus indépendants opérant en parallèle. La familiarité résulterait de l'activation automatique de la trace mnésique relative au stimulus alors que la recollection résulterait d'un processus de recherche des liens entre les traces permettant une récupération du contexte (ces liens seraient issus du processus d'élaboration présent à l'encodage). Le modèle de Yonelinas (Yonelinas, 1994, 1997, 1999, 2001; Yonelinas, Dobbins, Szymanski, Dhaliwal, & King, 1996) propose, quant à lui, que la familiarité soit un mécanisme de détection du signal qui évalue quantitativement la force d'activation de la trace et fonctionne de manière continue, ce qui permettrait des degrés dans la force du sentiment de familiarité portant sur un stimulus. La recollection serait à l'inverse un mécanisme de recherche en mémoire, contrôlé et coûteux en ressources attentionnelles, qui fonctionnerait par l'intermédiaire d'une fonction de seuil permettant l'accès ou non aux informations sur le contexte de rencontre du stimulus. Enfin, le modèle attributionnel de

Jacoby et collaborateurs, vu précédemment (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989; Jacoby & Dallas, 1981; Jacoby & Whitehouse, 1989), peut, lui aussi, être classé parmi les modèles à double processus. Il propose que la familiarité repose sur le phénomène de fluence qui est automatique et qui génère un sentiment mnésique indifférencié, alors que la recollection serait une recherche du contexte d'occurrence basée sur un processus d'élaboration coûteux et contrôlé.

Bien que proposant des bases distinctes à la familiarité et à la recollection, les modèles à double processus font consensus quant à leurs caractéristiques. La familiarité est un phénomène rapide, plutôt automatisé, s'effectuant en parallèle et peu coûteux en ressources attentionnelles. À l'inverse, la recollection est un processus lent, sériel, contrôlé et coûteux en ressources attentionnelles. Concernant les relations entre la familiarité et la recollection, la majorité des modèles à double processus propose qu'ils fonctionnent indépendamment au moment de la récupération (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989; Mandler, 1980; Yonelinas, 1994). D'autres modélisations de la familiarité et de la recollection ont contredit les modèles à double processus en proposant que la distinction recollection/familiarité soit uniquement due à des différences quantitatives relatives à la certitude du sentiment de mémoire (Donaldson, 1996; Dunn, 2004; Mickes, Wais, & Wixted, 2009; Wais, Mickes, & Wixted, 2008; Wixted & Mickes, 2010; Wixted & Stretch, 2004). La familiarité serait ainsi due à un faible degré de certitude alors que la recollection serait due à un plus haut degré de certitude. Par conséquent, ces deux sentiments mnésiques seraient sous-tendus par la mise en place d'un seul et même processus de récupération.

Le débat existant entre les tenants d'une vue dualiste et les tenants d'une vision unitaire de la recollection/familiarité est extrêmement vif et est notamment un débat majeur dans le champ des études sur la reconnaissance. Ce débat est toujours d'actualité et les arguments en faveur de chaque perspective théorique n'ont de fait pas encore permis de trancher dans un sens ou dans un autre. Dans la suite de la thèse, nous avons pris le parti de nous situer explicitement dans le cadre des conceptions mettant en avant des différences qualitatives entre recollection/familiarité.

D.2. Evaluer expérimentalement une dissociation familiarité/recollection

La distinction qualitative entre la familiarité et la recollection, que celle-ci se base sur une conception multi-système de la mémoire (Tulving, 1985) ou sur des mécanismes de récupération différents (e.g., Mandler, 1980; Yonelinas, 1994), repose sur des dispositifs expérimentaux tentant de mettre en évidence des dissociations fonctionnelles entre ces deux

processus. L'objectif de la dissociation fonctionnelle est de rechercher des phénomènes pouvant affecter (ou être affectés par) l'un des processus sans affecter (ou être affectés par) l'autre afin de faire état d'une indépendance entre eux. Deux procédures expérimentales ont joué un rôle particulièrement crucial dans l'évaluation d'une dissociation entre la familiarité et la recollection. Il s'agit de la procédure de dissociation de processus (Jacoby, 1991) et de la procédure Remember-Know (Gardiner, 1988, 2001; Tulving, 1985) (voir aussi la procédure ROC, Yonelinas, 1994).

La procédure de dissociation de processus (PDP) a pour objectif initial de mettre en évidence l'utilisation de processus automatiques et contrôlés dans les tâches de mémoire. La PDP se base sur les modèles à double processus et suppose que la recollection fait appel à des processus contrôlés et conscients alors que la familiarité repose sur des processus automatiques et inconscients. De plus, elle suppose que ces deux processus fonctionnent indépendamment l'un de l'autre. La PDP s'utilise lors d'une tâche de mémoire. Suite à l'apprentissage de stimuli, deux types de consignes dites d'inclusion et d'exclusion sont proposées aux participants lors de la phase test. La consigne dite d'inclusion repose sur l'utilisation à la fois de la familiarité et de la recollection, en permettant aux participants d'utiliser ce qu'ils ont appris lors de la phase d'encodage (par exemple, « parmi les items présentés, indiquez les items vus lors de l'apprentissage »). La consigne d'exclusion ne permet pas aux participants d'utiliser les informations apprises lors de la phase d'encodage (par exemple, « parmi les items présentés, indiquez les items n'ayant pas été vus lors de l'apprentissage »); dans ce cas, les informations remémorées consciemment via la recollection sont rejetées alors que des erreurs se produisent à cause de la familiarité. Ces deux conditions vont permettre d'estimer par calcul, sur la base d'indices, la contribution de la familiarité et de la recollection sur des tâches particulières.

La procédure Remember-Know (RK), quant à elle, est une mesure introspective subjective de l'état de conscience associé à la récupération d'un item en mémoire. Elle a été initialement créée par Tulving (1985) pour dissocier les états de conscience autonoétique et noétique lors d'une tâche de mémoire explicite, puis a été développée par Gardiner et collaborateurs (Gardiner, 1988, 2001; Gardiner & Java, 1990, 1991; Gardiner & Parkin, 1990; Gardiner, Ramponi, & Richardson-Klavehn, 1998). Tulving (1985) souligne que, selon lui, dans les tâches de laboratoire évaluant la mémoire épisodique en interrogeant sur un moment d'apprentissage particulier, certains items ne sont pas récupérés via le système épisodique

mais pourraient l'être également via le système sémantique. Cela est particulièrement saillant dans le cadre d'étude de reconnaissance où certains items sont jugés comme ayant été appris sur la base d'une reviviscence et de la récupération d'éléments contextuels (i.e., récupération épisodique) alors que d'autres items sont jugés comme ayant été appris uniquement sur la base d'un vague sentiment de connaître cet item, autrement dit de familiarité (i.e., récupération sémantique). L'objectif de cette procédure est donc de dissocier ces deux types de récupération lors d'une tâche de mémoire explicite.

La procédure RK est réalisée suite à une tâche de mémoire explicite (rappel, rappel indicé ou reconnaissance). Dès qu'un item est rappelé ou reconnu, le participant doit indiquer verbalement l'état de conscience associé à cette récupération. Pour cela, il doit choisir parmi deux propositions (Remember ou Know) celle qui s'apparente le plus à l'état de conscience dans lequel il se trouvait lorsqu'il a reconnu/rappelé l'item. La proposition Remember (R) renvoie à l'état de conscience auto-noétique et à une récupération en mémoire épisodique, appelée également recollection. Elle doit être choisie lorsque le participant a revécu mentalement le moment de rencontre avec l'item en question, que ce soit via une sensation de voyage mental ou que des éléments issus du contexte de rencontre aient été rappelés en plus. La proposition Know (K) renvoie à une reconnaissance basée sur un sentiment de familiarité sans rappel d'éléments contextuels. Cette notion de familiarité correspond au sentiment de connaître l'item sans revivre un moment particulier. Il se distingue en cela de la sensation de voyage mental et de conscience auto-noétique qui, elle, renvoie à une phénoménologie centrée sur un moment précis.

Les modèles unitaires vus précédemment proposent que la recollection et la familiarité soient sous-tendues par des différences de certitude. Ils suggèrent donc que le choix des réponses R et K n'est pas basé sur l'appréhension d'une phénoménologie distincte mais sur la seule perception de niveaux de certitude différents. Le choix de la réponse K par exemple serait utilisé dans le cas où le participant n'est pas sûr de bien reconnaître l'item. Afin de limiter l'effet du niveau de certitude sur le choix des réponses RK, une troisième proposition de réponse dite d'incertitude (la réponse « Guess ») peut être ajoutée à la procédure RK (Gardiner, Ramponi, & Richardson-Klavehn, 1998, 2002). De même, il est parfois proposé que la procédure RK soit complétée par une question sur le niveau de certitude associé à la reconnaissance afin de bien dissocier ces différents types d'états mentaux.

Afin d'objectiver les différences qualitatives entre les réponses R et K, il a également été proposé que le choix d'une réponse R s'appuie nécessairement sur le rappel explicite d'éléments supplémentaires issus du contexte de rencontre avec l'item. Dans cette situation, la

réponse R peut donc être apparentée à du rappel de source ou du rappel indicé, laissant de côté la sensation de voyage mental et de conscience auto-noétique. Il est donc relativement courant que la dissociation RK renvoie plutôt à une dissociation rappel/absence de rappel d'éléments contextuels. Bien que cette dissociation soit plus objectivable, elle oublie l'aspect phénoménologique. Ainsi, le problème de cette approche de la procédure RK est que la réponse R qui représente la recollection devrait pouvoir être identifiée également sur la base d'un état de conscience auto-noétique (Tulving, 1985) et ce, bien que cette notion soit moins facilement appréhendable par les participants. Ainsi, une approche des réponses R basée sur le rappel supplémentaire d'éléments fait encourir le risque de classer à tort comme familières des reconnaissances accompagnées d'une sensation de conscience auto-noétique vague sans rappels associés.

Malgré de nombreuses remises en cause et de nombreux débats autour de la procédure RK, notamment concernant ses aspects pratiques qui peuvent varier d'une procédure à l'autre (Migo, Mayes, & Montaldi, 2012), celle-ci reste d'un intérêt heuristique certain car elle permet d'évaluer l'état de conscience du participant sans influencer outre mesure une orientation particulière de rappel ou de reconnaissance (Rugg & Wilding, 2000), comme cela peut être le cas dans les tâches de rappel de source.

Ces deux procédures (la PDP et la procédure RK) ont révélé des dissociations entre la recollection et la familiarité, que ce soit au niveau fonctionnel ou cérébral (pour revue, voir Yonelinas, 2002; Skinner & Fernandes, 2007). En résumé, la familiarité interviendrait plus rapidement que la recollection et ne serait pas affectée en cas de double-tâche, ce qui argue en faveur de son automaticité. La recollection à l'inverse serait plus lente, affectée lors d'une double-tâche, et serait accompagnée d'activations cérébrales supplémentaires au niveau frontal, pariétal et dans l'hippocampe. De plus, la recollection serait davantage touchée dans l'amnésie hippocampe antérograde que la familiarité.

D.3. Rendre compte de la dissociation recollection/familiarité par des processus attributionnels

La présence de ces deux états mnésiques distincts lors de la récupération d'informations en mémoire pose aussi la question d'une distinction quant à l'utilisation de processus attributionnels et inférentiels entraînant leur émergence. Le modèle attributionnel de Jaboby et Dallas (1981) propose qu'un processus d'attribution basé sur la perception d'une fluence perceptive sous-tende uniquement la familiarité. La fluence perceptive étant un processus

automatique non spécifique et non contextualisé, elle ne permettrait pas de faire référence à un contexte d'occurrence spécifique. Par conséquent, ce mécanisme attributif sous-tendrait uniquement le sentiment de familiarité, qui est un sentiment de mémoire non spécifique, les personnes expérimentant une sensation mnésique sans en connaître l'origine de manière claire. À l'inverse, la recollection concernerait la récupération consciente d'informations en mémoire. Elle est donc modélisée comme une recherche consciente reposant sur des processus contrôlés visant à générer des détails supplémentaires sur l'épisode initial et ne pouvant donc pas être influencés par une fluence perceptive.

Cependant, si selon ces auteurs la fluence perceptive sous-tend uniquement le sentiment de familiarité, ceux-ci n'excluent pas qu'une fluence particulière d'une nature différente pourrait également sous-tendre la recollection. Il s'agirait du ressenti d'une fluence dans le processus de génération de détails sur l'événement initial qui s'effectuerait de manière plus ou moins aisée (Kelley & Jacoby, 1998). Ainsi, la sensation qu'un détail à propos d'un événement vécu nous est revenu spontanément en mémoire serait un argument en faveur de sa véracité et de sa nature épisodique.

Un autre modèle attributif, le modèle SCAPE (Whittlesea, 1997), propose quant à lui que la recollection et la familiarité soient toutes les deux sous-tendues par des processus inférentiels relativement similaires. Il est important de préciser que ce modèle ne différencie pas la recollection et la familiarité sur la base de deux états de conscience distincts mais plutôt sur la base d'une absence/présence de rappel de détails contextuels sur l'événement initial. La familiarité et la recollection sont donc toutes deux associées à une conscience du passé mais la recollection est qualifiée, en outre, par la récupération supplémentaire d'informations sur l'événement³. Bien que la recollection comprenne un processus supplémentaire de génération d'informations par rapport à la familiarité, le modèle SCAPE propose que ces deux phénomènes soient régis par les mêmes processus inconscients, inférentiels et attributifs (Leboe & Whittlesea, 2002). Selon le modèle SCAPE, lors de la recollection, l'acte de rappel d'informations consiste en la construction d'un modèle mental sur l'événement initial. Cette construction est soumise aux mêmes processus d'évaluation que ceux qui sont appliqués sur le traitement d'un item lors d'une reconnaissance basée sur de la familiarité. Dans les deux cas, l'évaluation consiste à déterminer si l'état mental actuel est dû ou non à un événement passé, ce qui sera à la base de la sensation de mémoire associée à l'item reconnu (familiarité) et/ou

³Whittlesea utilise d'ailleurs le terme « recall » plutôt que celui de « recollection »

aux informations générées sur cet item (recollection). Autrement dit, l'expérience mnésique associée à une situation présente est toujours un phénomène émergent d'un processus d'évaluation basé sur des inférences.

Cependant, le modèle SCAPE propose également que différentes perceptions primitives puissent donner lieu à des sentiments mnésiques distincts, même si les processus sous-jacents restent similaires. Il distingue notamment deux voies possibles pouvant donner lieu à une expérience de mémoire, selon que celle-ci s'appuie sur la perception d'une cohérence ou d'une surprise. Whittlesea (2002) propose ainsi que l'attribution de familiarité puisse résulter de la perception d'une surprise lors du traitement d'un stimulus, surprise basée sur la perception d'un traitement étonnamment fluent par rapport à ce même traitement appliqué à d'autres stimuli. Cette surprise due à la perception d'une fluence est alors attribuée à une expérience passée comme le propose le modèle inférentiel de Jacoby et collaborateurs. Le sentiment de recollection pourrait, quant à lui, résulter de la perception d'une cohérence des informations générées dans une situation de rappel ou de reconnaissance, cette cohérence étant par la suite interprétée comme résultant du statut « passé » de ces informations.

Cependant, cette dichotomie surprise/cohérence est à relativiser dans le modèle SCAPE, Whittlesea (2002, p.344) soulignant que selon lui « people's subjective experience of remembering is more varied than suggested by the familiarity-recall dichotomy ». Le sentiment de mémoire, quelles que soient ses spécificités, est dans tous les cas la résultante de la production d'un événement mental évalué et attribué au passé en fonction de ce qui est saillant pour la personne dans la situation présente et de ses croyances/intuitions sur les causes de cet événement. D'ailleurs, Whittlesea (2002) souligne que, bien que la perception d'une primitive particulière entraîne un ressenti particulier, le modèle SCAPE ne reconnaît aucun lien direct entre la perception d'une primitive spécifique et les attributions de familiarité et de recollection, qui sont toujours dépendantes d'un contexte de récupération.

Malgré le fait que le modèle SCAPE aborde la dichotomie familiarité/recollection uniquement sous l'angle d'un rappel supplémentaire et non sous celui d'une opposition entre états de conscience, les différentes voies d'émergence du sentiment de mémoire postulées par ce modèle pourraient donner des indications permettant de rendre compte de ces différences de phénoménologie. Si l'on accepte qu'une différence entre l'état de conscience auto-noétique et la familiarité existe en tant que telle, alors les différents facteurs attributionnels présents dans le modèle SCAPE et la forte implication du contexte dans ces attributions peuvent suggérer des mécanismes pertinents pour supporter une telle distinction.

Pour résumer, indubitablement un débat existe encore quant à la nature qualitativement distincte ou non des sensations mnésiques de familiarité et de recollection et aux systèmes mnésiques auxquels elles réfèrent. Pour progresser réellement dans ce débat, il apparaît cependant nécessaire de spécifier et tester les mécanismes potentiels sous-tendant l'émergence de ces deux types de sensations mnésiques. En effet, dans le cadre de la distinction imagination/recollection, comprendre l'origine de l'émergence de la sensation de mémoire s'avère absolument nécessaire et ce, d'autant plus si cette sensation de mémoire renvoie à la conscience auto-noétique plutôt qu'à la familiarité.

Nous avons vu, au début de ce chapitre, que les modèles attributionnels proposent qu'une sensation de mémoire générale puisse émerger de mécanismes attributifs se basant sur les caractéristiques de la situation présente. Cependant, ces mécanismes attributifs, qu'ils soient relatifs à la familiarité ou à la recollection, restent peu spécifiés. Certains auteurs ont par conséquent testé expérimentalement différentes bases d'inférences telles que la fluence sur les attributions de recollection et de familiarité, notamment dans le cadre de procédures RK. L'objectif est d'évaluer la sensibilité de ces deux états mnésiques à des processus inférentiels afin de déterminer en particulier les conditions de l'émergence de l'état de conscience auto-noétique.

E. Evaluation expérimentale des processus d'attribution pour la familiarité et la recollection

E.1. La fluence comme base inférentielle de la familiarité

L'étude de l'effet de processus inférentiels sur la dichotomie familiarité/recollection s'est centrée sur plusieurs variables. Les processus inférentiels peuvent utiliser des heuristiques variées telles que la perception d'une fluence dans les traitements en cours mais également la prise en compte de certaines caractéristiques de la situation présente (e.g., les objectifs du participant, la tâche en cours, etc.). L'heuristique de fluence va être particulièrement utilisée puisqu'elle peut être manipulée directement en phase test et que son effet causal sur le sentiment de mémoire est directement évalué via l'augmentation artificielle du nombre de reconnaissances qu'elle provoque. Ainsi, la simple introduction d'une procédure RK va permettre de déterminer l'état de conscience associé à cette augmentation des reconnaissances.

L'expérience de Rajaram (1993) teste l'effet d'une fluence perceptive avec une procédure RK. Les participants apprenaient une liste de mots. Puis lors de la phase test, ils effectuaient

une tâche de reconnaissance, suivie d'une procédure RK. Les mots à reconnaître étaient toujours précédés par une amorce subliminale. L'amorce pouvait soit être le même mot (amorce reliée), ce qui augmentait artificiellement le traitement perceptif de l'item cible présenté juste après (condition de fluence perceptive), soit être un mot différent (amorce non reliée, condition non fluente). Les résultats indiquent que les mots précédés par une amorce reliée sont davantage reconnus que les mots précédés par une amorce non reliée, que ceux-ci aient été préalablement appris ou non. Ce résultat réplique les résultats habituellement trouvés en situation de fluence perceptive (Jacoby & Whitehouse, 1989). Concernant l'état de conscience associé, la fluence a un effet seulement sur les réponses K. La présence de l'amorce reliée augmente le nombre de réponses K associées aux reconnaissances des items appris et nouveaux mais n'a pas d'effet sur les réponses R. Ce résultat suggère que la fluence perceptive augmente le sentiment de familiarité mais n'a pas d'effet sur la recollection. D'autres études utilisant également la procédure RK ont abondé dans ce sens (Kinoshita, 1997; Kurilla & Westerman, 2008).

La manipulation d'une fluence conceptuelle, avec des amorces reliées conceptuellement ou non, a également donné des résultats similaires (Rajaram & Geraci, 2000). De même, des expériences utilisant d'autres protocoles que la procédure RK pour dissocier la recollection de la familiarité ont également mis en évidence un effet de la fluence sur la seule familiarité (Huber, Clark, Curran, & Winkielman, 2008; LeCompte, 1995). L'ensemble de ces résultats suggère que l'utilisation de la fluence en tant qu'heuristique donne lieu uniquement à un sentiment de familiarité et n'est jamais interprétée comme de la recollection. Ces résultats permettent de supposer que seule la familiarité est un processus inférentiel. Dans la littérature, il est donc généralement admis que la familiarité est un processus automatique, inconscient, et pouvant être soumis à des mécanismes inférentiels, alors que la recollection serait un processus non inférentiel, ce qui appuie les modèles à double processus.

Quelques études utilisant une adaptation de la procédure RK ont fourni des résultats en contradiction avec cette proposition théorique. Kurilla et Westerman (2008) ont testé l'effet de la fluence perceptive avec un amorçage par répétition en employant une procédure RK classique et une procédure RK modifiée. Cette dernière évalue indépendamment la composante R et la composante K en utilisant deux échelles de mesure continues (Higham & Vokey, 2004). L'utilisation de la procédure RK donne de nouveau lieu à l'augmentation classique des réponses K dans la situation fluente, sans effet sur les réponses R. En revanche, l'utilisation de deux échelles de mesures indépendantes montre que la fluence augmente à la fois les réponses R et les réponses K. Ces résultats sont répliqués même quand deux groupes

de participants évaluent séparément les deux échelles (Brown & Bodner, 2011), ôtant ainsi toute possibilité de biais du fait de réponses similaires aux deux échelles. Une expérience évaluant la fluence conceptuelle avec une procédure RK modifiée a également fait état d'une augmentation parallèle des réponses R et K (Kurilla & Westerman, 2008). Dans cette étude, la fluence conceptuelle était manipulée en reprenant une procédure de Whittlesea et Williams (2001b) avec la présentation de phrases prédictives ou non du sens de l'item à reconnaître juste avant la présentation de celui-ci. Enfin, la manipulation de la durée d'une amorce répétée que les participants doivent tenter de percevoir a également un effet sur les réponses R et K quand une procédure RK modifiée est utilisée (Higham & Vokey, 2004).

Ces divers résultats indiquent qu'il est possible que l'absence d'effet de la fluence perceptive sur les réponses R soit un artefact de l'utilisation de la procédure RK, qui est une méthode binaire, pour évaluer l'état de conscience associé. En effet, cette méthode exclue toute possibilité de ressentir une augmentation similaire à la fois sur la familiarité et sur la recollection en imposant un choix entre les deux. Cependant, malgré les indices que l'utilisation d'une procédure RK modifiée avec deux échelles indépendantes apporte en faveur d'une base inférentielle possible pour les réponses R, cela n'exclut pas la possibilité d'une confusion entre les deux échelles. En effet, une procédure RK binaire oriente les participants sur la distinction entre les deux sentiments mnésiques de recollection et de familiarité qu'ils doivent départager, les poussant à dissocier leurs états de conscience. En revanche, l'utilisation de deux échelles indépendantes a pu davantage orienter les participants sur les points communs entre ces deux sentiments, pouvant créer un amalgame entre ces deux états mnésiques, ce qui expliquerait les augmentations parallèles sur les deux échelles. Un argument fort en faveur d'une origine inférentielle de la recollection serait donc de mettre en évidence une augmentation sélective des réponses R par rapport aux réponses K face à la perception d'une fluence.

E.2. L'effet de la fluence sur la recollection : un effet dépendant des caractéristiques de la situation de récupération

A l'inverse de ce qui est habituellement observé, quelques études utilisant une procédure RK binaire ont obtenu des résultats montrant une augmentation sélective des réponses R, suite à des manipulations dites de fluence conceptuelle.

Une série d'expérience de Whittlesea (2002) teste l'effet d'une fluence conceptuelle sur la reconnaissance en demandant aux participants d'indiquer si leurs réponses se basent sur un ressenti de familiarité ou sur le rappel d'informations (la réponse R est ici assimilée

uniquement à la présence d'informations rappelées : « vrai rappel », indépendamment d'états de conscience différents). Les items à reconnaître sont précédés de phrases permettant de prédire ou non le sens de l'item, manipulant ainsi la fluence conceptuelle dans le traitement des items (Whittlesea & Williams, 2001b). Une pause peut ou non être insérée entre la phrase et l'item à reconnaître. De plus, la phrase accompagnant le mot a pu déjà être vue lors de l'apprentissage du même mot, cette manipulation étant réalisée en intra et en inter-sujet. Des expériences ont d'abord été réalisées pour tester l'effet de ces facteurs sur la reconnaissance. Lorsque les phrases sont présentées uniquement en phase test, la présence d'une fluence conceptuelle augmente le nombre de reconnaissances seulement quand une pause est insérée entre la phrase et le mot à reconnaître (expérience 1). Quand les phrases sont présentées à l'apprentissage et en test, la fluence conceptuelle a un effet uniquement sur les items nouveaux, qu'une pause soit présente ou non (expérience 2). Ces deux configurations de résultats sont observés que la présentation de la phrase en phase test et/ou durant l'apprentissage soit manipulée en inter ou en intra-sujets (expérience 3).

Cette configuration complexe de résultats correspond de fait aux prédictions du modèle SCAPE quant à l'évaluation de perceptions primitives différentes, tel que cela a été présenté dans le paragraphe D.3. de ce chapitre. Dans le cas où les phrases ne sont pas présentées lors de l'apprentissage (expérience 1), l'effet obtenu renvoie à une perception de surprise, interprétée comme de la familiarité. Il est en effet nécessaire qu'une pause soit introduite pour que l'effet ait lieu (à la fois sur les items anciens et nouveaux) afin que des attentes puissent se mettre en place et que les participants puissent ainsi ressentir un effet de surprise. Dans l'expérience 2 où les phrases sont également présentes durant l'apprentissage, l'effet serait dû à une perception de cohérence, interprétée comme du rappel. La fluence conceptuelle engendrant le sentiment que le mot est cohérent dans la phrase où il se trouve, ce sentiment de type recollection correspondrait alors à une impression de vrai rappel d'une phrase vue auparavant. Il n'y a donc pas d'effet de la pause et la fluence conceptuelle augmente les reconnaissances uniquement sur les items nouveaux.

Dans les expériences suivantes, l'ajout du questionnement sur les états de conscience associés permet d'évaluer si la perception de différentes primitives conduit à un ressenti mnésique différent. Cette manipulation expérimentale conduit, dans un premier temps, à des indications apparemment non congruentes avec les attentes du modèle. En effet, lorsque les facteurs Présentation de la phrase en apprentissage et Présence d'une pause en test sont manipulés dans des expérimentations différentes, la perception d'une « cohérence » augmente bien les réponses jugées « vrai rappel » (expérience 6B), mais, contrairement aux attentes du

modèle, la perception de « surprise » augmente aussi les « vrais rappels » (expérience 6A). Cependant, lorsque les deux facteurs sont manipulés dans une même expérience (expérience 6C), alors la configuration de résultats des réponses subjectives des participants correspond totalement aux prédictions, la « surprise » entraînant des attributions de familiarité et la « cohérence » entraînant des attributions « de vrai rappel ». Par conséquent, les participants discriminent bien entre ces deux primitives quand elles sont présentes dans le même contexte expérimental. Cela indique que l'attribution de rappel dépend des autres essais (effet du contexte) et que les catégories « familiarité » et « vrai rappel » ne sont pas stables et objectives, leurs attributions dépendant du contexte dans lequel la sensation primitive est perçue. Les résultats complexes obtenus par Whittlesea ne renvoient cependant pas à une simple difficulté à définir pragmatiquement les indices de familiarité et de recollection (cf. section D.2. de ce chapitre) puisqu'à partir du modèle, l'auteur arrive à prédire et obtenir une configuration précise de résultats. En revanche, et en accord avec la nature attributionnelle du modèle, ces études révèlent que l'attribution de l'effet d'une fluence conceptuelle sur la recollection est extrêmement dépendant de la situation dans laquelle l'attribution s'effectue.

Une expérience récente de Taylor et Henson (2012, voir aussi Taylor, Buratto, & Henson, 2013) va également dans le sens d'une implication du contexte sur la sensibilité de l'attribution de recollection à la fluence conceptuelle. Dans cette expérience, les auteurs manipulaient simultanément une fluence conceptuelle et une fluence perceptive. En phase test, les items à reconnaître étaient précédés d'amorces subliminales pouvant être similaires (condition de fluence perceptive), reliées sémantiquement (condition de fluence conceptuelle) ou non reliées (condition non fluente). Les participants devaient indiquer s'ils reconnaissaient ou non les mots présentés, une procédure RK étant utilisée pour les mots reconnus. Les résultats montrent que la fluence perceptive augmente les reconnaissances associées à des réponses K sur les items appris et nouveaux, et n'a pas d'effet sur les réponses R, ce qui réplique les résultats classiques présentés auparavant (Kinoshita, 1997; Rajaram, 1993). En revanche, la fluence conceptuelle augmente sélectivement les reconnaissances associées à des réponses R et cela uniquement sur les items appris. La fluence conceptuelle n'a aucun effet ni sur les items nouveaux, ni sur la familiarité. Ces auteurs ont tenté de répliquer l'effet de la fluence conceptuelle lorsque seule celle-ci est manipulée en phase test (sans la condition de fluence perceptive). Dans cette dernière situation, les auteurs ne trouvent aucun effet de la fluence conceptuelle, que ce soit sur le nombre de reconnaissances ou sur les réponses R. Ces résultats indiquent à nouveau que la recollection pourrait dans certains cas être influencée par

une manipulation de fluence conceptuelle mais que cet effet dépendrait des caractéristiques spécifiques de la situation expérimentale.

L'influence des caractéristiques de la situation expérimentale sur les attributions RK, et plus particulièrement l'instabilité de ces réponses lors d'un changement de situation, a également été étudiée dans des situations ne manipulant pas la fluence. Par exemple, l'effet de la consigne donnée dans la procédure RK (Rotello, Macmillan, Reeder, & Wong, 2005) ou les attentes sur les listes de mots à reconnaître (Bodner & Lindsay, 2003; McCabe & Balota, 2007) modulent également les attributions de réponses R. Le fait que des changements de situation soient à même de modifier des attributions de réponses RK, et particulièrement les réponses R, constitue également un argument en faveur des bases inférentielles de la recollection, en mettant en lumière une influence des caractéristiques de la situation présente sur celle-ci.

Les études sur la fluence présentées ci-dessus montrent qu'une fluence conceptuelle peut, dans certains contextes, avoir un effet sur les attributions de recollection. Une étude utilisant comme mesure de recollection une tâche de reconnaissance du contexte d'apprentissage va également dans ce sens (Leboe & Whittlesea, 2002 – expérience 1). Les résultats indiquent que la présence d'un item-contexte relié sémantiquement lors du test augmente la tendance à décider que ce même contexte était présent lors de l'apprentissage par rapport à un item-contexte non relié sémantiquement. En termes de processus, cela peut signifier que faciliter l'accès à la sémantique d'un item peut donner lieu à une recollection, et donc que des processus conceptuels pourraient être en jeu dans celle-ci. Taylor et Henson (2012) proposent d'ailleurs que la présence d'amorces reliées sémantiquement aient facilité l'accès aux mots ayant été générés spontanément lors de l'apprentissage, permettant ainsi un accès facilité à l'épisode initial dans son ensemble. Ce postulat est intéressant puisqu'il permet de supposer qu'une fluence impliquant un processus spécifique à la recollection pourrait donner lieu à des attributions de recollection. Les résultats qui montrent un effet de fluence perceptive restreint à la familiarité, pourraient donc simplement être dus au fait que le processus de simple perception d'un item n'est pas (ou dans une moindre mesure) impliqué dans la recollection alors qu'il l'est dans la familiarité.

La manipulation de la fluence conceptuelle dans les expériences précédentes doit amener à considérer avec précaution leurs implications théoriques. Dans ces études en effet, les auteurs interprètent l'effet de la manipulation expérimentale de fluence conceptuelle comme permettant simplement d'évoquer mieux et plus d'éléments de contenu, éléments qui sont

ensuite soumis à une évaluation de type cohérence/surprise ou du type règles d'évaluation postulées par le SMF. Or, le caractère fluent du processus lui-même pourrait servir de base au sentiment de recollection comme ce serait le cas pour les processus perceptifs où une fluence perceptive serait à la base de la familiarité. On peut ainsi supposer qu'une fluence spécifique, donnant la sensation d'une facilitation du processus même de génération/reconstruction de l'épisode vécu initial, pourrait être interprétée de manière spécifique comme de la recollection et non de la familiarité. Cette hypothèse n'est pas nouvelle puisqu'elle avait également été proposée initialement par Jacoby et collaborateurs (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989; Kelley & Jacoby, 1998) dans leurs modélisations de l'émergence du sentiment de mémoire, où celui-ci est considéré comme étant basé sur l'interprétation d'une fluence.

E.3. L'attribution de recollection intimement liée à la fluence de génération

Comme cela a été présenté précédemment dans ce chapitre, Jacoby et collaborateurs (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989; Jacoby, 1991; Kelley & Jacoby, 1998) proposent un modèle de mémoire épisodique à double processus. Selon ces auteurs, le sentiment de familiarité est sous-tendu par un processus d'attribution basé sur la fluence perceptive alors que la recollection serait davantage basée sur des processus contrôlés, non inférentiels. Cependant, ils précisent qu'une fluence particulière d'une nature différente pourrait également sous-tendre la recollection. Il s'agirait du ressenti d'une fluence dans le processus de génération de détails sur l'événement initial qui s'effectuerait de manière plus ou moins aisée. Ainsi, la sensation qu'un détail à propos d'un événement vécu est revenu spontanément/facilement en mémoire serait un argument en faveur de sa véracité et de sa nature épisodique, permettant l'émergence d'une sensation de conscience autoévidente associée à cette expérience mentale.

Une telle fluence peut être retrouvée dans la description de la fluence de récupération (« retrieval fluency », Kelley & Rhodes, 2002). Cette fluence de récupération n'est pas intimement liée à l'accès à une trace, mais elle est définie comme la facilité avec laquelle un item, une idée ou des détails contextuels viennent à l'esprit lors d'un rappel. On trouve par exemple une manipulation de ce type de fluence dans les expériences de Lindsay et Kelley (1996). Suite à l'apprentissage d'une liste de mots, des fragments de mots étaient présentés aux participants en phase test. Les participants devaient utiliser ces fragments de mots comme indices de récupération et générer des mots appris ou non à partir des fragments. Ils devaient ensuite effectuer un jugement de mémoire sur les mots générés, suivi d'une procédure RK pour les mots jugés comme appris. L'objectif était de biaiser la facilité avec laquelle les mots générés venaient à l'esprit en manipulant le nombre de lettres fournies dans les fragments de

mots (une ou deux lettres étaient retirées du mot). Les résultats de ces expériences indiquent que la fluence de récupération augmente à la fois les réponses R et K et que ces résultats sont valables essentiellement dans le cas où les items générés ont bien été appris (rappels corrects). Cependant, ces résultats ne sont pas en faveur d'une spécificité de la fluence de récupération pour générer un sentiment de recollection puisque cette fluence augmente également le ressenti de familiarité. Les auteurs indiquent ainsi qu'une fluence créant spécifiquement des illusions de recollection devrait entraîner une facilitation dans la génération de pensées et d'images liées au contexte de l'épisode initial plutôt qu'une génération de l'item-cible lui-même. À l'appui de cette dernière proposition, une étude a montré que l'augmentation des reconnaissances liées à l'effet de révélation est due à un sentiment de familiarité et non de recollection (LeCompte, 1995). L'effet de révélation est une augmentation de la reconnaissance lorsqu'un item est dévoilé progressivement plutôt que non progressivement, ce qui permettrait également d'expérimenter une fluence de récupération. Dans ces expériences, l'absence d'effet spécifique sur la recollection pourrait être liée au fait qu'il est nécessaire que la fluence de récupération donne la sensation que la génération du rappel se soit effectuée spontanément et d'une manière fluente et qu'elle renvoie à la détermination d'un contexte spatiotemporel unique et distinctif (Kurilla & Westerman, 2011). Cela n'est pas nécessairement le cas dans ces dernières expériences où soit le rappel porte uniquement sur l'item-cible (i.e., Lindsay & Kelley, 1996), soit le rappel n'est pas réellement nécessaire pour réaliser la tâche de reconnaissance (i.e., LeCompte, 1995).

Cette importance d'un contexte unique et distinctif et les caractéristiques de sa génération pour l'attribution d'un sentiment de mémoire sont évalués dans une étude de Leboe et Whittlesea (2002 – expérience 3). Celle-ci souligne l'importance du processus de génération du stimulus et particulièrement, de la reconstruction de contextes d'encodage distinctifs sur l'émergence du sentiment de mémoire pour des stimuli rappelés. Lors de l'apprentissage, les participants devaient apprendre des mots-cibles associés à des mots-contextes. Ces associations pouvaient être reliées sémantiquement (e.g., LION – TIGRE), non reliées sémantiquement (e.g., LION - HIVER) ou encore le mot-cible était associé à un contexte non distinctif représentant une suite de plusieurs « X » (e.g., LION - XXXXX). Lors de la phase test, les mots-cibles étaient présentés à nouveau et les participants devaient rappeler le contexte associé. Le sentiment de mémoire associé au contexte rappelé était évalué sur une échelle de certitude relative à la justesse du rappel. Les résultats indiquent que, bien que les participants aient tendance à rappeler davantage de mots-cibles reliés sémantiquement, leurs réponses sont plus souvent exactes lorsque le mot-contexte rappelé n'est pas sémantiquement

relié et, d'une manière cruciale, que cela s'accompagne d'un sentiment de certitude plus fort. Pour expliquer ce résultat, les auteurs proposent que le contexte relié puisse être généré spontanément à la fois sur la base de l'apprentissage mais également sur la base d'une expérience plus générale d'association des mots reliés sémantiquement. À l'inverse, lorsqu'un mot-contexte non relié est généré spontanément, cela ne peut pas être dû à un phénomène général mais provient nécessairement de l'expérience antérieure de l'apprentissage. Par conséquent, la perception d'une fluence lors de la génération du mot-contexte ne sera pas interprétée de la même façon si le mot généré est relié sémantiquement ou non au mot indice. La fluence de génération peut ainsi être due à la facilité avec laquelle on génère des associations sémantiques en général dans le cas d'une génération d'un mot-contexte relié sémantiquement. En revanche, la perception d'une fluence de génération d'un mot non relié ne peut pas trouver de source dans l'expérience présente et est nécessairement attribuée à une expérience passée. Il est à noter que l'explication repose ici pleinement sur l'interprétation de différences dans la dynamique des différentes fluences des processus en fonction de la nature des items et non sur des différences de contenus évoqués.

L'étude de Leboe et Whittlesea (2002) met ainsi en évidence un effet des attentes sur l'interprétation d'une fluence de génération, montrant que cette génération est attribuée à un phénomène de mémoire dans le cas où elle ne peut pas être attribuée aux caractéristiques de la situation présente. Une étude d'Ansons et Leboe (2011) spécifie encore plus ce point en montrant que l'attribution d'une fluence de génération dépend des attentes liées aux caractéristiques spécifiques de la situation passée à remémorer. Dans cette étude, lors de la phase d'apprentissage, les participants devaient soit lire silencieusement un mot (condition lecture), soit générer une image mentale sur ce mot (condition image). Les participants réalisaient ensuite une seconde phase dans laquelle la moitié des mots appris préalablement était présentée. Ils devaient alors générer une image mentale sur l'ensemble de ces mots. Lors de la phase test, l'ensemble des mots appris étaient présentés aux participants qui devaient indiquer si les mots avaient été revus dans la seconde phase ou non. Ici, les participants ne pouvaient pas se baser sur un sentiment de familiarité puisque tous les mots avaient été appris auparavant ; ils pouvaient donc uniquement utiliser la recollection pour prendre une décision. Les auteurs supposent que les items appris dans la condition image vont donner lieu à une reviviscence plus vive, riche et détaillée que les items de la condition lecture et que la génération du contexte d'apprentissage sera donc plus fluente (Leboe & Ansons, 2006). Comme la génération d'image est également caractéristique de la seconde phase, les auteurs font l'hypothèse qu'expérimenter une génération fluente de détails visuels riches sur un

stimulus en phase test sera interprétée comme le diagnostic d'une rencontre avec le stimulus dans la seconde phase. Les résultats indiquent que les items appris dans la condition image sont en effet plus souvent jugés comme ayant été revus dans la seconde phase que les items appris dans la condition lecture. Ces résultats sont obtenus indépendamment du fait que les mots aient réellement été vus dans la seconde phase ou non. D'une manière intéressante, une seconde expérience modifie la tâche dans la seconde phase en la remplaçant par une tâche de lecture. Dans cette condition, les mots appris dans la condition lecture sont plus souvent jugés comme ayant été revus en seconde phase que les mots de la condition image. Dans ce dernier cas, la présence d'une génération aisée et vive d'images mentales est interprétée comme un argument contre une rencontre dans la seconde phase, entraînant un rejet de ces items. Ces résultats montrent que la génération d'informations est évaluée en regard des attentes sur les processus étant intervenus dans l'événement cible à rappeler. Si les informations générées et la manière dont elles le sont, sont en accord avec les attentes sur l'événement initial à rappeler, alors un processus fluent de génération peut donner lieu à de la recollection.

Les résultats des études de Leboe et Whittlesea (2002) et d'Ansons et Leboe (2011) montrent qu'en situation de rappel de contexte (tâche reposant essentiellement sur le mécanisme de recollection), les informations générées sont interprétées comme partie intégrante d'un événement vécu et associées à de la recollection que lorsque les caractéristiques de cette génération correspondent aux attentes sur l'événement initial et ne peuvent pas être expliquées par des caractéristiques de la situation présente. Cela met en évidence le rôle crucial du contexte de récupération ainsi que des attentes et buts des participants pour inférer de la recollection à partir d'une fluence de génération.

Pour résumer, bien qu'il soit habituellement proposé que la perception d'une fluence sous-tende uniquement la familiarité, cette proposition repose essentiellement sur des manipulations de processus perceptifs de bas niveau. Or, il semble crucial de prendre en compte la nature du processus rendu fluent. N'importe quel processus ne peut pas générer n'importe quel effet de mémoire puisque, comme le précise le modèle SCAPE (Whittlesea, 1997), il est nécessaire que les phénomènes perçus dans la situation présente soient en accord avec ce qui peut être attendu. Par conséquent, la détection d'une fluence perceptive peut être uniquement attribuée à de la familiarité puisque celle-ci est non spécifique d'une expérience passée particulière. En revanche, une fluence lors de la génération d'éléments sur l'épisode initial peut répondre aux attentes spécifiques sur ce qu'est une situation de recollection et donc constituer la base inférentielle d'un sentiment de reviviscence.

E.4. Le rôle de la mise à jour égocentrée dans le processus de génération de l'épisode

La fluence des processus de génération pourrait être un critère permettant l'émergence d'un sentiment de recollection dans le cas où cette fluence correspond aux attentes spécifiques sur l'épisode à remémorer. Un point néanmoins reste à préciser : il s'agit des principes à l'œuvre dans ce processus de génération et des mécanismes sous-tendant son fonctionnement. En effet, les modèles attributionnels amenant à reconsidérer la mémoire comme lieu de stockage de traces, la génération d'information ne peut plus être envisagée comme la réactivation de traces en mémoire. Or, jusqu'à maintenant, la fluence de génération a été manipulée expérimentalement en variant la quantité ou la qualité des indices de récupération fournis ou en jouant sur les conditions d'encodage (Ansons & Leboe, 2011; Leboe & Whittlesea, 2002; Lindsay & Kelley, 1996). Ces manipulations sont effectuées pour faciliter des mécanismes de récupération de l'item-cible ou de son contexte. Cependant, une conception de la mémoire basée sur un processus de récupération via l'activation d'une trace en mémoire est peu en accord avec une conception attributive de la mémoire. Par conséquent, il s'avère nécessaire de repenser les modalités de fonctionnement de la génération d'informations en mémoire afin que celles-ci soient cohérentes avec ce qui est proposé dans une conception attributionnelle de la mémoire et afin de pouvoir les rendre fluents expérimentalement.

Dans la section B de ce chapitre, nous avons vu que la mémoire peut être envisagée comme reposant sur des mécanismes de construction plutôt que sur des mécanismes de récupération. Ces mécanismes de construction seraient à l'œuvre également dans d'autres fonctions cognitives telles que l'imagination ou la projection dans le futur. Envisager la mémoire comme une construction permet donc de repenser le mécanisme de génération d'informations en posant l'hypothèse que cette génération sera, elle aussi, une construction plutôt qu'un processus de récupération. Ce processus de construction, ou plutôt de reconstruction comme c'est le cas en mémoire épisodique, a souvent été envisagé à partir son aspect spatial, permettant l'accès à une scène visuo-spatiale cohérente sur l'évènement vécu et servant ainsi de support à la construction de détails supplémentaires (Bird & Burgess, 2008; Byrne, Becker, & Burgess, 2007; Maguire & Mullally, 2013). Plus spécifiquement, ce processus de reconstruction permettrait de réinstaurer le point de vue égocentré expérimenté initialement lors de l'évènement vécu. Par conséquent, la génération d'un point de vue égocentré qui semble revécu pourrait également être un facteur susceptible de permettre une inférence sur le statut d'évènement passé du point de vue généré.

Le modèle de Gomez et collaborateurs (Gomez, 2011; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012) développe le fonctionnement du mécanisme de reconstruction d'un point de vue spatial et son rôle dans l'émergence d'une attribution à un événement passé spécifique. En s'appuyant sur le modèle BBB (Byrne, Becker, & Burgess, 2007), ces auteurs proposent que le mécanisme de mise à jour égocentrée soit crucial dans la reconstruction d'informations lors d'une reviviscence en mémoire épisodique. Ce mécanisme permettrait un transfert entre une représentation abstraite allocentrée stockée dans l'hippocampe et l'accès à une imagerie visuelle égocentrée reconstruite sur l'évènement revécu. La proposition de Gomez et collaborateurs étant inscrite dans le cadre du modèle BBB, elle s'appuie par conséquent sur l'hypothèse d'une représentation allocentrée comme base du processus de re-création. Cependant, le sentiment de mémoire n'est pas déterminé par l'activation ou non de cette représentation, mais bien par les caractéristiques du processus de reconstruction du point de vue égocentré.

Selon Gomez et collaborateurs, la perception d'une fluence dans la génération des informations ré-expérimentées serait due au fait que le processus de mise à jour égocentrée impliqué dans la reconstruction des informations s'effectue d'une manière plus fluente. En effet, lorsque les informations étaient encodées, le mécanisme de transfert a eu lieu une première fois pour transformer les informations égocentrées perçues en une représentation abstraite allocentrée. Ces auteurs supposent en effet un seul et même mécanisme doté d'une mémoire quel que soit le sens de la transformation (de l'égocentré vers l'allocentré ou de l'allocentré vers l'égocentré). Par conséquent, lorsque la même transformation (mais dans le sens inverse) est effectuée lors d'un rappel, la mémorisation du processus de transfert lors de l'apprentissage facilite la re-réalisation de ce même transfert lors de l'évocation. Par rapport à la simple génération d'informations présentée plus haut, Gomez et collaborateurs spécifient donc un processus de reconstruction de l'évènement initial avec des propriétés bien particulières. Le processus de reconstruction dans ce modèle est donc :

- Un processus permettant une ré-instantiation d'un contexte spatialisé égocentré
- Un processus à double sens, utilisé à l'apprentissage et lors de l'évocation
- Un processus automatique doté d'une mémoire des opérations réalisées
- Un processus dont le déroulement peut être facilité en fonction des opérations antérieures
- Un processus dépendant de la similitude apprentissage-test et donc de la quantité d'indices fournis dans la situation de récupération.

- Un processus utilisé pour toute sorte de construction de scène spatialisée, que ce soit dans le cadre de l'évocation d'un événement vécu ou de l'imagination d'une scène spatialisée.

Pour ces auteurs, ce processus peut être impliqué autant dans la mémoire épisodique que dans l'imagination. Par conséquent, ils précisent que l'attribution de la scène générée au passé sera basée sur la perception d'une fluence du processus de mise à jour égocentrée. En effet, celui-ci sera plus fluent dans le cas où une transformation antérieure similaire a déjà eu lieu. Dans ce cas, l'accès à la scène spatialisée aura l'air de davantage « sauter aux yeux », d'avoir eu l'air d'arriver à l'esprit d'une manière plus spontanée, directe si cette scène a déjà été vécue auparavant que si elle est imaginée. C'est cette fluence qui, par conséquent, sera responsable d'une attribution de l'expérience mentale au passé et donc de l'émergence de la conscience autoévidente sur la scène revécue.

Il est important de préciser que, contrairement à la fluence de récupération présentée auparavant (Kelley & Rhodes, 2002) qui concernait n'importe quelle récupération d'informations, le modèle Gomez et collaborateurs (Gomez, 2011) précise que la génération d'informations, pour qu'elle soit attribuée à la mémoire épisodique, se doit de faire référence à une scène spatialisée constitutive de l'événement vécu. Il ne s'agit donc pas de la génération d'une simple information verbale ayant pu faire partie du contexte d'apprentissage mais bien de la génération d'une véritable expérience mentale spatialisée, incluant à la fois l'item-cible et son contexte. Cette conception englobe donc à la fois la génération de détails supplémentaires, en cela elle est complémentaire de l'approche de Kelley & Rhodes (2002), et la génération d'un support spatialisé rendant possible cette génération de détails. La fluence proposée par Gomez et collaborateurs ne concerne donc pas directement le processus de génération de détails mais davantage le processus de génération d'une scène spatialisée qui va fournir les conditions nécessaires à la génération de détails annexes supplémentaires sur l'épisode initial (Maguire & Mullally, 2013; Mullally & Maguire, 2013). Cette hypothèse n'a cependant pas été testée expérimentalement par Gomez et collaborateurs et sera donc l'objet des expériences présentées dans le chapitre suivant.

En résumé, nous avons décrit dans ce chapitre les conceptions attributionnelles de la mémoire et leurs implications dans la modélisation de la mémoire épisodique.

L'origine des conceptions attributionnelles peut être trouvée dans la **remise en cause de la mémoire épisodique comme réactivation d'une trace** spécifique encodée en mémoire. Ainsi, le rapprochement entre la mémoire épisodique et d'autres fonctions cognitives telles que l'imagination montre que **la mémoire épisodique pourrait ne pas être un phénomène de récupération mais plutôt un phénomène de construction**. L'imagination et la mémoire épisodique reposeraient sur des mécanismes similaires permettant l'émergence/la construction d'un contenu mental. **Modéliser les mécanismes permettant de différencier une expérience mentale imaginée et un souvenir devient alors crucial pour définir la spécificité de la mémoire épisodique**. Cette distinction reposerait sur des attributions.

Le Source Monitoring Framework (SMF), le modèle attributionnel de Jacoby et collaborateurs et le modèle SCAPE ont tous trois proposé des mécanismes permettant d'inférer qu'une expérience mentale relève du passé. Ces inférences peuvent être basées sur les caractéristiques qualitatives et quantitatives du contenu de l'expérience mentale (SMF et SCAPE) mais également sur les caractéristiques des traitements en cours (modèle de Jacoby et collaborateurs et SCAPE). **La perception d'une fluence (rapidité et aisance avec laquelle un traitement se déroule) favoriserait l'émergence d'un sentiment de mémoire sur une expérience mentale présente**.

L'existence de la dichotomie familiarité/recollection et le fait que la mémoire épisodique soit caractérisée uniquement par la recollection a amené à reconsidérer la spécification de la mémoire épisodique sous l'angle attributionnel. En effet, **bien que la perception d'une fluence génère un sentiment de mémoire, celle-ci serait de la familiarité et non de la recollection, donc non spécifique à la mémoire épisodique**.

Des expériences utilisant la procédure Remember-Know ont ainsi montré que la manipulation d'une fluence perceptive entraîne une augmentation des reconnaissances associées à un sentiment de familiarité uniquement. Cependant, d'autres études ont révélé que certains types de fluence peuvent avoir un effet spécifique sur une attribution de recollection mais que cette dernière est extrêmement dépendante du contexte de récupération. Ainsi, **seule une fluence intervenant sur des traitements spécifiques au processus de recollection pourrait donner lieu à une attribution de recollection et serait définissante pour la mémoire épisodique**. La génération d'informations portant sur le contexte spatiotemporel de l'épisode étant spécifique à la mémoire épisodique, une fluence de ce processus serait ainsi à même de donner lieu à des attributions de recollection.

Le modèle de Gomez et collaborateurs propose que cette génération du contexte de l'épisode repose sur le processus de mise à jour égocentrée. **La perception d'une fluence du processus de mise à jour égocentrée lors de la reconstruction mentale spatialisée d'un épisode serait attribuée à un épisode passé et entraînerait l'émergence d'un état de conscience autoévident sur cet événement mental**.

Chapitre 3. Evaluation expérimentale de l'effet d'une fluence dans le processus de mise à jour égocentrée sur la conscience auto-noétique

A. Présentation générale des études

A.1. Objectifs

Selon le modèle de Gomez et collaborateurs, lors d'une récupération épisodique, la reconstruction d'un point de vue égocentré permet de revivre l'évènement vécu. Cette reconstruction serait basée sur le processus de mise à jour égocentrée. L'objectif de cette série d'études est de biaiser expérimentalement le processus de mise à jour égocentrée en le rendant artificiellement fluent. Si le processus de mise à jour égocentrée est spécifiquement impliqué dans la génération d'un état de conscience auto-noétique, alors la perception d'une fluence dans le déroulement de ce processus devrait donner lieu à une augmentation des attributions de réponses Remember (R).

Au-delà de la seule manipulation du processus de mise à jour égocentrée, nous nous sommes également intéressés aux facteurs expérimentaux modulant la décision d'attribution des réponses R liées à cette fluence. En effet, Gomez et collaborateurs proposent que la mise à jour égocentrée soit impliquée lorsqu'un processus de reconstruction de l'évènement initial intervient, comme c'est le cas lors d'un rappel. Or, l'introduction d'un biais de fluence se fait nécessairement dans le cadre d'expériences de reconnaissance. La présence du stimulus en test permet en effet de manipuler ses caractéristiques perceptives pour introduire la fluence artificiellement lors de la phase test. Les items présentés en reconnaissance peuvent être soit des copies des items appris, soit des items appris ayant été modifiés. Dans le cas d'items similaires, le processus de reconstruction passe par la génération de détails supplémentaires. Dans le cas d'items modifiés, la reconnaissance s'apparente davantage à du rappel indicé et le processus de reconstruction concerne également l'item cible lui-même. Comme Gomez et collaborateurs proposent que le processus de reconstruction soit crucial pour l'intervention du processus de mise à jour égocentrée, le second objectif de ces expériences est de tester si les

spécificités du processus de reconstruction lors de la phase test peuvent moduler l'effet de la fluence de mise à jour égocentrée sur les attributions des réponses R.

Les objectifs de cette série d'expériences sont donc doubles : (1) évaluer l'effet que peut avoir l'introduction d'une fluence dans le processus de mise à jour égocentrée sur l'état de conscience autoévaluative et (2) déterminer si cet effet peut être modulé par les caractéristiques de la situation de récupération (i.e., en fonction de la présence ou non d'un processus de reconstruction). Pour ce faire, l'ensemble de ces expériences bénéficie du même protocole, avec une manipulation à l'identique de la fluence mais avec une variation du degré de reconstruction induit par la situation expérimentale.

A.2. Caractéristiques générales des protocoles expérimentaux

Méthode

Dans l'ensemble de ces études, les participants sont debout face à un écran de 2 x 1,5 m sur lequel sont projetés des films. Les expériences se déroulent en deux temps : une phase d'apprentissage suivie d'une phase de reconnaissance intervenant juste après.

Au cours de la phase d'apprentissage, les participants visionnent une ou plusieurs vidéos de trajets. Ces vidéos présentent des trajets filmés à la première personne dans un environnement virtuel. La consigne donnée aux participants est d'apprendre le trajet comme s'ils étaient réellement en train de se déplacer. Afin d'augmenter cette sensation de déplacement et pour permettre aux participants de mieux s'approprier le ou les trajets, il leur est demandé de tourner légèrement les hanches lors des rotations survenant au cours du trajet.

La phase de reconnaissance débute juste après la phase d'apprentissage. Elle consiste à présenter aux participants des extraits de trajets d'environ 20 s contenant un premier déplacement en ligne droite, une rotation, puis de nouveau un déplacement en ligne droite. Ces extraits de trajets sont issus soit du ou des trajets appris, soit de trajets nouveaux au sein du même environnement. La tâche des participants est d'indiquer pour chaque extrait de trajet s'ils reconnaissent ou non avoir effectué ce trajet lors de l'apprentissage en donnant également un jugement de certitude vis-à-vis de leur décision (« Je suis sûr vs. Je pense »). Lorsqu'un trajet est jugé comme reconnu, les participants doivent ensuite effectuer un jugement Remember-Know.

La manipulation expérimentale de la fluence induite par des indices perceptifs s'effectue au cours de la tâche de reconnaissance. L'ensemble des items à reconnaître sont présentés deux fois, une fois à vitesse constante (i.e., condition non-accélérée/non fluente : la vitesse est identique à la vitesse perçue lors de la phase d'apprentissage) et une fois avec une légère

accélération à la fin du tournant (i.e., condition accélérée/fluyente). L'introduction de cette accélération est réalisée avec le logiciel After Effect à l'aide de la fonction « time remapping ». L'accélération dure environ 50 ms au cours duquel le taux d'image par seconde de la vidéo passe progressivement de 1 à 2,8 s/s. Les paramètres de l'accélération ont été choisis afin que celle-ci soit difficilement détectable. L'introduction de cette accélération en fin de tournant a pour but de donner une impression d'arrivée accélérée sur le nouveau point de vue.

Design expérimental

Les facteurs d'intérêt sont manipulés en intra-sujet lors de la phase de reconnaissance. Quatre facteurs sont manipulés : la fluence induite par des indices perceptifs lors de la récupération (accélération/condition fluente vs. pas d'accélération/condition non fluente), le statut de l'item (appris vs. non appris), la réponse RK associée (Remember vs. Know), et la répétition des items (première présentation vs. deuxième présentation). Chaque item étant présenté à la fois avec et sans accélération, nous avons choisi de contrôler l'effet du facteur répétition en l'incluant dans l'analyse.

A.3. Présentation des études

L'étude 1 évalue l'effet de la fluence de mise à jour égocentrée quand le processus de reconstruction est porté à son maximum. Dans cette étude, les objets présents dans l'environnement d'apprentissage sont remplacés par des indices indiquant uniquement leurs positions et orientations spatiales dans l'environnement. Cette étude est présentée dans l'article « Bias in self-motion perceived speed can enhance episodic memory » publié dans Cognitive Processing.

Les études 2 et 3 sont présentées ensemble dans l'article « Fluency effect on remembering: the interplay of the retrieval setting and the reconstructive nature of recollection » soumis dans Memory and Cognition.⁴

L'étude 2 minimise le processus de reconstruction en introduisant des changements plus factices, de type modification de textures, entre l'apprentissage et la reconnaissance. De plus, elle évalue la généralisation de l'effet de fluence à l'utilisation de différentes stratégies spatiales lors de l'apprentissage et de la reconnaissance. Ainsi, un premier groupe de

⁴ Bien que ces études ne soient que soumises, elles seront mises en page au format « article publié » pour plus de cohérence et afin d'en faciliter la lecture.

participants a effectué l'expérience dans un environnement similaire à l'étude 1 (grand environnement inconnu) et un second groupe de participant a effectué l'expérience dans un autre environnement (environnement familier de taille modérée).

L'étude 3 utilise l'environnement familier de l'étude 2. Aucun processus de reconstruction de l'item cible n'intervient puisque des copies des items appris sont présentées lors de la reconnaissance, le processus de reconstruction porte donc uniquement sur des informations annexes générées à l'encodage.

Les études 1, 2, et 3 seront présentées dans un format article directement à la suite les unes des autres. Elles seront ensuite synthétisées ensemble, suite aux articles.

Une analyse et une étude complémentaires ont été menées et sont présentées à la suite des deux articles. Cette analyse et cette étude ont été faites dans un but prospectif de recherche d'indices supplémentaires permettant de mieux caractériser le fonctionnement de la fluence de mise à jour égocentrée et son effet sur la conscience autoconsciente.

Des entretiens post-expérience de l'étude 2 ont permis de connaître la gêne occasionnée par le changement d'environnement. Cette gêne a pu conduire ou non les participants à privilégier un processus de reconstruction de l'environnement initial. Une ANOVA a été menée en introduisant ce facteur afin de déterminer son impact sur l'effet de la fluence de mise à jour égocentrée.

L'étude 4 a évalué l'effet de la fluence lorsqu'un processus de reconstruction est présent mais qu'il ne porte pas sur l'ensemble des caractéristiques perceptives de l'item cible. Pour ce faire, des événements ont été introduits dans les trajets à l'encodage (bulles volant dans l'environnement). Ces événements ne sont plus présents lors de la reconnaissance. Nous posons l'hypothèse qu'un processus de reconstruction portant sur ces événements pourrait être mis en œuvre lors de la reconnaissance.

B. Etude 1 : Effet d'un biais de la fluence de mise à jour égocentrée lors de la reconnaissance sur les réponses Remember Know (article 1)

Article publié dans Cognitive Processing

Bias in self-motion perceived speed can enhance episodic memory

Mélanie Cerles, Stéphane Rousset

Laboratoire de Psychologie et Neurocognition [LPNC], CNRS UMR 5105
Université Pierre Mendès France, Domaine Universitaire de St Martin d'Hères, BP 47,
38040 Grenoble Cedex 9, France

Abstract

Prior experiences of a stimulus facilitate re-processing of that stimulus on a subsequent occasion. This relative ease and speed with which information is processed is defined as fluency and can constitute a basis for memory judgment. Fluency can also be manipulated on line by perceptual bias (e.g. levels of noise), leading to an increase of recognition for items processed more fluently (e.g. items with less noise). Previous experiments using Remember-Know paradigm have shown an impact of perceptual fluency only on familiarity and not on recollection. Recent episodic memory models have postulated a strong link between episodic memory and spatial processes, especially with egocentric updating (Gomez et al. 2009). The present experiment was conducted to determine whether self-motion fluency affects recognition performance and particularly has an impact on “Remember” responses. Thirty participants learned a four-minute path movie, and then had to recognize among short paths if they were part of the learned path, followed by a Remember-Know procedure for recognized items. Self-motion fluency was manipulated with the presence of nimble acceleration applied on a small part of the recognition paths. Results show that the presence of a self-motion fluency increases significantly the proportion of remember responses solely on learned paths. This study spotlights for the first time a specific fluency effect on recollection and indicates an implication of egocentric-updating processing in episodic memory retrieval.

Keywords: Episodic memory, Remembering, Self-motion, Fluency, Egocentric, Spatial representation.

Introduction

Episodic memory is the memory for events localized in space and time. Information retrieved from episodic memory system are characterized by a viewer-centered perspective (Crawley and French 2005) and autonoetic consciousness which refers to the awareness of subjective place and time in which events happened (Tulving 2002).

Models of episodic memory suggest that episodic memory depends on spatial processes, episode encoding and retrieval being based on allocentric maps in the hippocampus (Moscovitch et al. 2006). In order to account for the viewer-centered perspective property of episodic memory, Byrne et al. (2007) have proposed an automatic translation process to transform allocentric hippocampus representation into viewer-centered egocentric representation corresponding to the re-experienced event that emerged during recollection. Gomez et al. (2009) and Gomez et al. (2011) underline that this translation process relies on egocentric-updating information, which integrates a sequence of egocentric points of view in dynamic fashion by using self-motion information during navigation (Farrell and Robertson 1998). Moreover, in order to avoid confusion between imaginary self-projection and re-experienced events, they propose a memory property of this translation process depending on egocentric-updating information used during encoding. This hypothesis was sustained by behavioral results indicating better performances associated with more remember responses in recall and recognition tasks when items were encoded in an egocentric-updating than in an allocentric processing context (Gomez et al. 2009). It was also supported by neuropsychological cues derived from a case study on an amnesic patient who showed specific impairment on egocentric-updating but not on allocentric short-term memory tasks (Gomez et al. 2011). The present study aims at investigating the relationship between the egocentric-updating processing and

episodic memory recollection by using a fluency processing manipulation.

The fluency phenomenon was first assessed by Jacoby and Dallas (1981) who proposed that the subjective experience of familiarity may derive from people's interpretation of variations in their perceptual processing during a recognition task (see Jacoby et al. 1989; Oppenheimer 2008 for a review). As a previous processing on an item facilitated its subsequent processing (i.e. repetition priming), they proposed that this relative fluency on item processing could constitute a basis for an attribution process to the past. From this assumption, they derived that introducing slight and not consciously detectable perceptual bias which facilitated item processing during retrieval could be experienced as a heightened sense of familiarity and be attributed to the past. Thus, experimental manipulations of perceptual fluency, for example, noise level variations during a word recognition task (e.g. Whittlesea 1993), have shown a recognition increase for items processed more fluently (e.g. with less noise). However, studies using remember-Know procedure (Gardiner 1988) have demonstrated that this effect was restricted to familiarity and was not involved in remembering (e.g. Kurilla and Westerman 2008). Consequently, the question arises of what kind of processing could be submitted to fluency experimental manipulation in order to have an effect only on remembering.

According to the Gomez et al. (2009, 2011) hypothesis, fluent egocentric-updating information during recognition should simulate a facilitated access to egocentric points of view and thereby induce remembering attributions. In this experiment, participants had to first learn a path in a large-scale environment and then decide among short paths whether or not they were part of the learned path. The fluency was obtained by biasing the self-motion perceived speed during the recognition task, in this purpose a nimble acceleration was introduced on some items (i.e. fluent condition). We expected that this speed bias would produce a fluency feeling during the access to egocentric

points of view, leading to an increase of remembering attributions.

Method

Participants

Thirty undergraduate students (age range 15-35, mean age 20.7, SD 3.75, 5 males) took part in the experiment.

Setting and material

The experiment was conducted on 3×3 m room, with a projector displaying the experiment on a 2.50×1.50 m white screen. Participants stood in front of the screen during the entire experiment and gave their responses verbally.

Stimuli were created using one spatial environment in a Virtual Reality Markup Language (VRML). The virtual environment was an 1100×1100 m space populated with cupboards and plants. The stimuli presented to the participants were simulations of paths. These were created and recorded using VRLM-Prime in-house software (http://webu2.upmf-grenoble.fr/LPNC/membre_eric8guinet).

A learning path was recorded from the first person perspective in the environment and lasted 4 min. The movie contained 13 rotations. For the recognition task, 10-old paths were extracted from the original path and 10-new paths were created using the same initial environment. All the recognition task paths lasted 20 s and contained a translation, a rotation and a second translation. The direction of the rotation was equal across new and old items. The proportion across different sizes of rotations (short, medium, and long) was equal between old and new items. In order to avoid verbal cues while preserving the structure of the studied environment, changes were introduced during the recognition task; grey boxes replaced cupboards and green cylinders replaced plants although they maintained their original orientations and positions in space.

During the recognition phase, each recognition path was seen two times, once with acceleration (fluent condition) and once without acceleration (non-fluent condition). Each movie

was accelerated using Adobe After Effects 5.5 software (www.adobe.com) and the time remapping function. The time remapping function was applied on a 1-s portion of the movie, starting at the end of the rotation and ending at the beginning of the second translation. The acceleration was introduced by varying the speed percentage of the video portion with a gradual increase of the frame rate from 1 to 2.8 seconds/sec. Acceleration parameters were established beforehand with a pretest to insure that acceleration used was not consciously detected by participants.

Procedure

Participants were instructed that they had to perform a path memory task. During the learning phase, participants saw the movie of a path from a first person perspective. They had to simulate this path on their own in order to learn it. The learning path was seen two times.

The recognition task began 5 m after the learning phase. Participants saw 40 path movies (20 new items and 20 old items) and had to determine for each path if it belonged to the learning path. The fluency was manipulated in a within-subject and within-item variable: all the paths were shown two times during the recognition task, once with no acceleration and another time with acceleration. In order to avoid two successive presentations of the same item, the fluent and non-fluent conditions for each item were presented in two different phases, separated by a break. Each phase contained all items with one half in the fluent condition, and the other half in the non-fluent condition. The two-phase presentation order was counterbalanced across two subgroups.

After each movie, participants had to say whether they recognized the path and then assign a state of consciousness (i.e. remember-know procedure) to each recognized items.

Results

It is common practice for experiments assessing a fluency effect to remove from the analyses any participants who detect the fluency

Table1: Mean Proportions (M), With Standard Errors (SE), of “Old”, “Remember” Responses as a Function of Item Status and Fluency

Response Type and Item Status	Fluency				Acceler ation effect
	Acceleration		No Acceleration		
	M	SE	M	SE	
Recognition	.54	.02	.54	.03	.00
Old items	.58	.03	.59	.03	-.01
New items	.51	.03	.49	.04	.02
Remember	.60	.04	.52	.04	.08
Old items	.70	.04	.52	.05	.18
New items	.51	.05	.53	.05	-.02

manipulations. During the debriefing interview, none of the participants was able to indicate the presence of acceleration, thus no participant was excluded from analyses.

A 2 (fluency: acceleration or no acceleration) \times 2 (item status: old or new) within-subject ANOVA was undertaken on the mean proportion of recognition and on the mean proportion of remember responses in separate analyses. Table 1 shows the effect of fluency across item status on the two measures.

Concerning the mean proportion of recognition, old items were recognized above chance ($P < 0.05$) and significantly more than new items $F(1, 29) = 5.29$; $P < 0.05$; (eta-square = 0.15). There was no main effect of fluency ($F < 1$), nor interaction between fluency and item status ($F < 1$).

Unsurprisingly, the analysis on the mean proportion of remember responses revealed a main effect of items status $F(1, 29) = 6.32$; $P < 0.05$; (eta-square = 0.18), indicating that old items were more associated with remember responses. Crucially, there was a significant main effect of fluency $F(1, 29) = 5.33$; $P < 0.05$; (eta-square = 0.15), in favor of items with acceleration. The interaction between item status and fluency was also significant $F(1, 29) = 5.00$; $P < 0.05$; (eta-square = 0.15). Old items with acceleration were remembered above chance ($P < 0.0001$) and significantly more than old items without acceleration $F(1, 29) =$

8.38; $P < 0.01$; (eta-square = 0.22), whereas no significant effect of fluency emerged on new items ($F < 1$).

Discussion

The purpose of this study was to investigate the relationship between the egocentric-updating processing and remembering by assessing the effect of self-motion perceived speed fluency on retrieval. Some points of the task methodology (i.e. the number of learning path presentations, the encoding path duration and the environmental changes) operationalized in order to avoid strategies have led to a low level of performance. Nevertheless, old/new item discrimination was different from chance and the results show that the presence of acceleration during recognition has no effect on recognition performance but does increase the proportion of remembering exclusively on learned items. This finding is congruent with the Gomez et al. (2009, 2011) hypothesis that egocentric-updating information are specifically engaged on remembering because acceleration has an effect only on autonoetic consciousness of learned items, which is a specific component of episodic memory.

Fluency manipulation had been operationalized through acceleration during the recognition path presentation. Congruent with a sensitivity of memory process to speed, a recent study (Watrous et al. 2011) has shown that human neural correlates involved in episodic

memory and navigation as theta rhythms are modulated by self-motion perceived speed variations. Moreover, Hasselmo et al. (2010) proposed that the emergence of the point of view direction during retrieval is sustained by head-direction cells which essentially code velocity. In the present study, the decisive factor to remembering is not the fact that the speed remains constant between encoding and retrieval, as could be suggested by studies based on the congruency between encoding and retrieval cues (Tulving and Thomson, 1973). Here enhancement of remembering is obtained in a discrepancy condition. The bias on ease of successive point of view perception introduced by the speed manipulation during the presentation of recognition paths induced remembering effect. In accordance with the effect of perceptual fluency on familiarity, an attribution process also leads to remembering if fluency is applied on a specific component of recollection. Consequently, the use of the fluency phenomenon to assess effects of spatial and sensorimotor components on episodic memory retrieval proved to be fruitful and can be used as a new and relevant way to assess the relationship between spatial processes and episodic memory.

References

- Byrne P, Becker S, Burgess N (2007) Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. *Psychol Rev* 114(2):340-375.
- Crawley S, French C (2005) Field and observer viewpoint in remember-know memories of personal childhood events. *Memory* 13(7):673-681
- Farrell MJ, Robertson IH (1998) Mental rotation and automatic updating of body-centered spatial relationships. *Journal of Experimental Psychology: Learn Mem Cogn* 24(1):227-233
- Gardiner JM (1988) Functional aspects of recollective experience. *Mem Cogn* 16(4):309-313
- Gomez A, Rousset S, Baciou M (2009) Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. *Acta psychologica* 132(3):221-227
- Gomez A, Rousset S, Charnallet A (2011) Spatial deficits in an amnesic patient with hippocampal damage: Questioning the multiple trace theory. *Hippocampus*. doi: 10.1002/hipo.20968
- Hasselmo ME, Giocomo LM, Brandon MP, Yoshida M (2010) Cellular dynamical mechanisms for encoding the time and place of events along spatiotemporal trajectories in episodic memory. *Behav Brain Res* 215(2):261-274
- Jacoby LL, Dallas M (1981) On the relationship between autobiographical memory and perceptual learning. *J Exp Psychol Gen* 110(3):306-340
- Jacoby LL, Kelley CM, Dywan J (1989) Memory attributions. In: Roediger HL, Craik FIM (Eds.) *Varieties of memory and consciousness: Essays in honour of Endel Tulving*. Erlbaum, Hillsdale, pp 391-422
- Kurilla BP, Westerman DL (2008) Processing fluency affects subjective claims of recollection. *Mem Cogn* 36(1):82-92
- Moscovitch M, Nadel L, Winocur G, Gilboa A, Rosenbaum RS (2006) The cognitive neuroscience of remote episodic, semantic and spatial memory. *Curr Opin Neurobiol* 16(2):179-190
- Oppenheimer DM (2008) The secret life of fluency. *Trends Cogn Sci* 12:237-241
- Tulving E (2002) Episodic memory: From mind to brain. *Annu Rev Psychol* 53(1):1-25
- Tulving E, Thomson DM (1973) Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychol Rev* 80(5):352-373
- Watrous AJ, Fried I, Ekstrom AD (2011) Behavioral correlates of human hippocampal delta and theta oscillations during navigation. *J Neurophysiol* 105(4):1747-1755
- Whittlesea BWA (1993) Illusions of familiarity. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 19(6):1235-1253

C. Études 2 et 3 : Le rôle de la situation de récupération dans l'attribution de la fluence de mise à jour égocentrée (article 2)

Article soumis dans Memory and Cognition

Fluency effect on remembering: The interplay of retrieval settings and reconstructive processes

Mélanie Cerles¹², Alice Gomez³, Éric Guinet¹², & Stéphane Rousset¹²

¹Univ. Grenoble Alpes, LPNC, F-38000 Grenoble, France

²CNRS, LPNC, F-38000 Grenoble, France

³Centre de Neurosciences Cognitives, CNRS UMR 5229, Ecole Supérieure du Professorat et de l'enseignement (ESPE), Université Claude Bernard Lyon 1 (UCBL)

Abstract

The attribution hypothesis suggests that memory judgments may be based on a fluency heuristic (the relative ease and speed with which an item is processed). Early recognition studies have restricted the fluency effect to the sense of familiarity, but recently, a specific visuospatial fluency was shown to bias remembering as well. Remembering would be enhanced when the property of an ongoing reconstruction process of the target feels fluent. In the current study, two experiments assessed the effect of this fluency on remembering and its modulation by the recognition situation settings. The participants learned path movies and then were asked to determine whether short paths were part of the learned paths; this was followed by a Remember-Know procedure. Fluency was manipulated by introducing a slight acceleration (self-motion fluency) on the to-be-recognized items. When the recognition occurred in a test situation that required a reconstruction process of the target (i.e., cued-recall-like task), enhancing the self-motion fluency increased the remember responses. On the contrary, when the setting of the experiment minimized or made the reconstruction process useless, the enhancement of the self-motion fluency decreased the remember responses. Collectively, these results suggest that remembering may be biased by fluency manipulations and that the positive or negative outcome of this fluency is determined by the occurrence of a visuospatial reconstruction process during recognition.

Keywords: episodic memory, processing fluency, remembering, reconstruction process, memory illusions

Introduction

Episodic memory is usually defined as the memory of past events localized in time and space (Tulving, 1985). Episodic memory retrieval relies on remembering (Tulving, 2002), which reflects the conscious memory of oneself in the past (i.e., *autonoetic consciousness*), and is usually associated with the recollection process (i.e., the retrieval of additional information about the original event). Beyond the quantity and quality of the retrieved elements as a basis for remembering, some theories suggest that remembering may also have an inferential basis. The present study investigated, first, whether remembering could be biased by incidental experimental manipulations during the retrieval phase, and second, whether the setting of the retrieval situation could modulate remember attributions.

In the field of memory, an inferential process is a memory judgment that is not based on the content of what is retrieved but on the property of the ongoing retrieval process itself. The inferential basis of memory suggests that the feeling of memory during recognition tasks can result from an attribution process based on an enhanced fluency (Jacoby & Dallas, 1981). Fluency refers to the relative ease and speed with which an item is processed. The heuristic value of fluency is based on the fact that because previous processing of an item facilitated its subsequent processing (i.e., repetition priming), the perception of an enhanced fluency could be due to a previous exposure. Initially, fluency was manipulated at the perceptual level by introducing masked primes (repetition priming) or various noise levels on the test items. The results showed that fluent items were labeled as old more often than were less fluent items regardless of whether the items were studied or not. Indeed, such manipulations produced a feeling of perceptual fluency because the perceptual process of some items was facilitated by the characteristics of the experimental situation (e.g., a lower level of noise) at test.

The phenomenology that underlies the recognition of fluent items has been investigated by experiments using a remember-know procedure following item recognition (Gardiner, 2001; Tulving, 1985). This procedure asks participants to consciously introspect their state of consciousness associated with their recognition decision. It distinguishes whether the retrieval occurred in association with a general familiarity feeling (the “Know” response) or a conscious self-memory and a travel in time feeling associated with recollection (the “Remember” response). Studies have usually found that perceptual fluency selectively influenced familiarity-based recognition for both studied and unstudied items and did not influence remembering (Rajaram, 1993; Kinoshita, 1997; Kurilla & Westerman, 2011; LeCompte, 1995; Woollams, Taylor, Karayanidis, & Henson, 2000, but see Brown & Bodner, 2011; Brian P. Kurilla & Westerman, 2008). The distinct fluency effect on remember and know responses can be explained by assuming that these judgments relied on qualitatively distinct processes (i.e., the dual-route theories, for a review see Yonelinas, 2002). Familiarity is largely described as an automatic acontextual signal associated with the test cue itself. Remembering is described as a threshold controlled and conscious process that reflects the retrieval of specific information about the study event (i.e., recollection). Hence, only familiarity, which is an automatic process, would be inferential by nature and thus sensitive to fluency manipulations.

However, some models have suggested that remembering is also based on inferential processes (Whittlesea, 1993; Whittlesea, Jacoby, & Girard, 1990; Whittlesea & Leboe, 2003; Whittlesea & Williams, 2000; see also Migo, Mayes, & Montaldi, 2012, and the Source Monitoring Framework, Johnson, Hashtroudi, & Lindsay, 1993; Mitchell & Johnson, 2000). Leboe and Whittlesea (2002) have suggested that the act of remembering relies on many successive processes: the generation of candidate information, the

evaluation of that production (the quality of the production, the number of details, etc.), the evaluation of the fluency associated with that production (i.e., does that information come to mind easily, spontaneously), and then the consequent attribution to a source in the past. Thus, the adoption of the attitude toward the generated information (i.e., “did I remember or imagine it?”) also depends on a decision-process based on the perception of an enhanced fluency (Whittlesea & Leboe, 2000).

In agreement with this view, some studies that have also used the standard remember-know procedure observed that remembering can be subject to a fluency bias as well (Cerles & Rousset, 2012; Higham & Vokey, 2004; Taylor, Buratto, & Henson, 2013; Taylor & Henson, 2012). For instance, two studies made by Taylor and colleagues (Taylor & Henson, 2012; Taylor, Buratto & Henson, 2013) showed that enhancing conceptual fluency but not perceptual fluency increased remember responses. During the recognition phase, the nature of a brief masked prime word preceding the test words was manipulated using two conditions: in the conceptual priming condition, the prime and the target were conceptually related or not; in the repetition priming condition, the prime and the target were either the same or not. The authors found the typical increase of familiarity-based recognition on studied and unstudied fluent items in the repetition priming condition, but they found an increase of remember-based recognition judgments on the studied items in the conceptual priming condition.

In agreement with these results, recent accounts of memory (Addis, Wong, & Schacter, 2007; Bird & Burgess, 2008; Byrne, Becker, & Burgess, 2007; Hassabis & Maguire, 2009; Mullally, Hassabis, & Maguire, 2012; Schacter & Addis, 2007) suggest that the conscious experience of remembering does not reflect a direct access to a past experience. Instead, the state of remembering emerges through an ongoing active reconstructive process that allows access to a visuo-spatial imagery of the past event

(i.e., a scene reconstruction process). This scene reconstruction process allows reliving the initial event from the originally experienced spatial viewpoint during retrieval (i.e., actor/first-person perspective, Crawley & French, 2005). Because perceptual processes are engaged during the scene reconstruction process of the remembered event, perceptual manipulations that target this reconstruction should have an effect on the emergence of the remembering feeling. Consequently, perceptually biasing this process should affect remember attributions.

In fact, Cerles and Rousset (2012) showed that introducing an artificial fluency on the ongoing scene reconstruction process selectively increased the remember responses associated with recognition. In this experiment, the participants first learned a 4-min path movie from a first-person perspective in a large environment and then were asked to determine whether 20-s path movies belonged to the learned path, and this was followed by a remember-know procedure. Crucially, during the test phase, elements of the learning-phase environment were replaced by cues that pointed out only the initial positions and orientations (see Figure 1). Thus, the participants had to reconstruct supplementary details using the provided spatial cues to recognize extracts of the learned path. The introduction of an artificial fluency on the ongoing scene reconstruction process was made by introducing a slight and non-consciously perceived acceleration while arriving at a particular point of view (i.e., at the end of a turn) in the course of the test paths. This fluency was called self-motion fluency because it modified the speed of displacement while turning to arrive at a new viewpoint. If the participants were actually reconstructing the initial environment, the accelerated arrival at a specific viewpoint should induce a feeling of a facilitated ongoing reconstruction process for this viewpoint compared to the without-acceleration situations. The results showed that the introduction of the acceleration had no effect on the number of recognitions but

selectively increased the remember responses associated with recognition. This suggests that remembering may be biased by perceptual manipulation (i.e., speed information) when it occurs within an ongoing reconstruction process based on spatial cues. Moreover, the acceleration had no effect on recognitions but rather biased the conscious feeling associated with the recognition because it did not affect the result of the scene reconstruction itself (no supplementary details were added) but did affect the feeling associated with the ongoing execution of this process. Hence, it is possible that the perception of an ease and accelerated scene reconstruction process of a past event could be used as a heuristic to judge a memory as a conscious experience of remembering.

If the easiness with which a scene reconstruction is performed is used as a heuristic in judgments of conscious remembering, then manipulations of the retrieval conditions that induce the presence or absence of this scene reconstruction process should interact with the self-motion fluency manipulations. In the forthcoming study, we will assess the conditions where this self-motion fluency is used to infer remember responses. Indeed, the use of a particular heuristic to infer an attribution to the past is relative and dependent on the experimental situation at play during recognition. Many studies have shown that people are able to flexibly use various heuristics depending on the expectancies made about the processing that should occur during a test (Westerman, Lloyd, & Miller, 2002; Westerman, Miller, & Lloyd, 2003; Whittlesea & Williams, 2001a, 2001b) or depending on the characteristics of the test setting (Lanska, Olds, & Westerman, 2014; Olds & Westerman, 2012; Westerman, 2008; Whittlesea & Williams, 2000). If the use of a heuristic to infer an attribution to the past differs depending on the characteristics of the recognition task, then the use of the self-motion fluency heuristic to infer remembering should also be modulated by some variations of the experimental setting. With regards to the scene reconstruction process at play during

remembering, the amount of cue provided at the time of retrieval should influence this process execution and modify the inferences about the past that could be made from the mere perception of its accomplishment properties (Tulving, 1982). Cerles and Rousset's (2012) experimental paradigm allows grading the delivered cues by manipulating the similarity between the learning and test environments in cued-recall-like tasks until copy-cue-based situations. Hence, when providing a copy-cue-based retrieval situation, no scene reconstruction of the original scene is required. However, when providing a cued-recall-like situation, participants should engage in a scene reconstruction process. Because we suppose that the effect of the self-motion fluency is determined by the occurrence of an ongoing scene reconstruction process, we expect that the self-motion fluency has little or no effect on remember attributions in a copy-cue condition, but the results of Cerles and Rousset (2012) should be replicated in a cued-recall-like condition. Contrarily, if the effect of the self-motion fluency is not determined by the occurrence of a scene reconstruction process, we should replicate Cerles and Rousset's (2012) results regardless of the number of cues provided during recognition.

Experiment 1

The goal of Experiment 1 was to extend the understanding of the self-motion fluency effect on remember attributions. The first aim was to examine the robustness of this effect in circumstances where less relevance on the visuo-spatial reconstruction process is required compared to Cerles and Rousset's (2012) recognition task. This later was very close to a cued-recall task because the provided test cues bring only spatial information (i.e., position and orientation of elements in the environment, their semantic and visual characteristics being changed, see Figure 1). In the present experiment, the similarities between the

studied items and retrieval cues were enhanced by using more factive changes between the studied and the test environments (see Figure 1).

The second aim of Experiment 1 was to assess the generality of the effect regardless of the type of spatial processes at play during the learning and the recognition phases. Two types of spatial environment were used to induce different learning strategy and spatial cuing at test. The first unfamiliar environment with proximal and distal elements (Environment A) was similar to Cerles and Rousset's (2012) environment with an enhancement of realism and immersion. The second environment was an empty familiar arena with prominent boundaries (Environment B). The two environments were built to assess the generality of the self-motion fluency effect on remembering, and we expect similar fluency effects to occur in the two environments.

If a reconstruction process is used in the present situations, we expect that the self-motion fluency will enhance remembering. On the contrary, if the reconstruction process does not occur, we do not expect any fluency effect on remembering.

Method

Participants

Sixty-two undergraduate students at the University of Grenoble (age range 18-43, mean age 20.7, SD 3.58, 13 males) took part in the experiment for course credit. Each of the participants gave their written informed consent to participate in the experiment.

Setting and materials

The experiment was conducted in a 3×3 m room, with a projector that displayed the stimuli on a 2.50×1.50 m white screen. The participants stood in front of the screen during the entire experiment and gave their responses verbally. The experiment was conducted using the E-Prime experimental software (Psychology Software Tools).

Environment A was programmed using the Virtual Reality Markup Language (VRML). The virtual environment was an 1100×1100 m arena populated with columns and walls and surrounded by mountains. The columns and walls were distributed pseudo randomly within the arena to avoid particular configurations. The columns' and walls' spatial configuration was similar to the configuration of elements in the environment of Cerles and Rousset (2012). To provide non copy-cues and thus to induce a scene reconstruction process during the recognition task, changes were introduced between the encoding and test environments: the walls and columns maintained their original orientations and positions in space but their surfaces changed. The blue and pink marble surfaces of the encoding environment were replaced during the recognition test by grey bricks for the walls and yellow mosaics for the columns (see Figure 1).

For the experimental procedure using environment A, the stimuli were films of first-person view paths recorded within environment A. The films were created and recorded using a VRLM-Prime in-house software (<http://www.upmf-grenoble.fr/LPNC/Eric-Guinet>). The learning path was recorded from the first-person perspective in the environment and lasted 4 min. It contained 13 rotations. For the recognition task, 10 old paths were extracted from the original path, and 10 new paths were recorded within the same initial environment. All of the recognition task paths lasted 20 s and contained a translation, a rotation and a second translation. The direction of the rotation (left or right) and the proportion across various sizes of rotations (short, medium, and long) were equal between the old and new items.

Environment B was a virtual reality reproduction of a real square located near the Psychology University building. All of the participants crossed this arena every day and had robust knowledge of this place. This square is an empty arena surrounded by buildings that could be used as prominent

boundaries. The virtual environment was programmed with the VRML. It was 80 x 80 m in dimension and was constituted with a 70x70 m empty arena surrounded by environmental boundaries such as university buildings, a bamboo brush, and concrete blocks (cf. Figure 1). The environmental boundaries were modeled in virtual reality by introducing a 360-degree panoramic view photography of the real environment around the 3D empty arena. The environmental changes were introduced between the encoding and test phases with a graphical treatment using Photoshop CS (adobe.com) on the panoramic view. The color panoramic photograph was

presented in grey scale, and only the key lines of environmental boundaries were conserved (see Figure 1); thus, the texture and small details were removed.

Given the environment size and to match the difficulty with that of the environment A procedure, five paths with five different start and stop positions in the arena were created for the learning phase of the Environment B experimental procedure. The paths were recorded from a first-person perspective and lasted 40 s each. Each path contained 3 rotations. Five others paths with itineraries close to the learning paths were recorded to serve as distractors for the recognition phase.

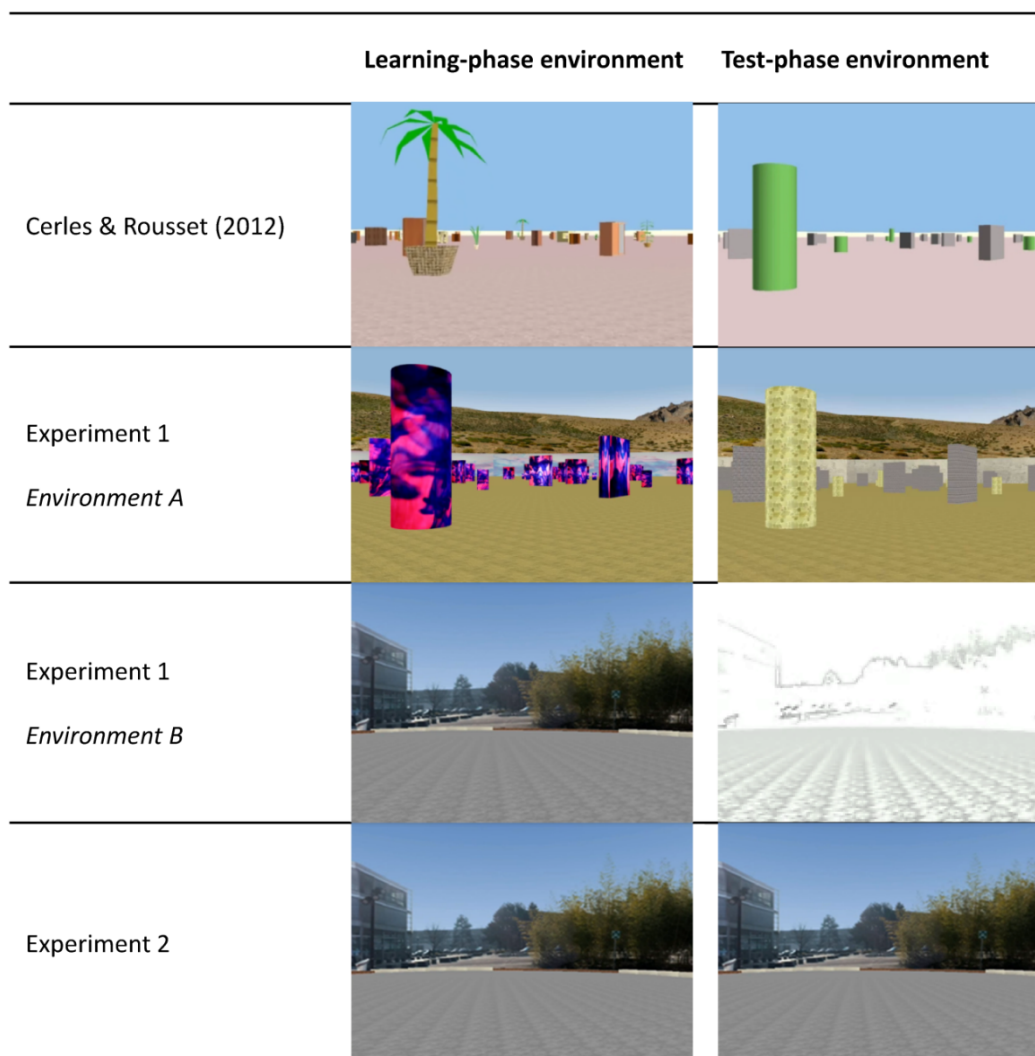


Figure 1: Viewpoints on the environments used during the study and test phases. In Cerles and Rousset (2012), only the orientation and position of the environmental elements were kept constant between the study and the test phases. In Experiment 1 and with regards to Environment A and Environment B, the changes concerned only the texture of the environmental elements. In Experiment 2, the environment did not change between the study and test phases (copy-cues condition).

For the recognition task, two studied path films were extracted from each of the five learning paths and two unstudied path movies were extracted from each of the five distractor paths. All of the recognition path films lasted 15 s and contained a translation, a rotation and a second translation. The direction of the rotation (left or right) and the proportion across the various sizes of the rotations (short, medium, and long) were equal between the studied and unstudied items.

Fluency was manipulated by introducing a nimble acceleration at the end of the rotation on all of the test items. During the recognition phase, each path was seen twice: once with acceleration (fluent condition) and once without acceleration (non-fluent condition). Each movie was accelerated using Adobe After Effects 5.5 software (www.adobe.com) and the time remapping function. The time remapping function was applied on a 1 s portion of the movie that started at the end of the rotation and ended at the beginning of the second translation. The acceleration was introduced by varying the speed percentage of the video portion with a gradual increase of the frame rate from 1 to 2.8 seconds/sec. A pretest that was conducted beforehand established the acceleration parameters so that the acceleration was not consciously detected by the participants.

Procedure

The instructions were equivalent for both procedures regardless of the environments. The participants were instructed that the experiment would be composed of two successive phases: first, the learning of a path, which was immediately followed by a recognition task with extracts of the paths (cf. Figure 2). The experiment started with a familiarization phase: first the environment was presented with a film that showed a 360° rotation motion from the middle of the environment, and then, a 20 s path example was presented.

In the study phase, the participants learned the paths by imagining that they were actually

moving within the environment. They were shown a 4 min first-perspective path film twice in the Environment A procedure, and they were shown five path films repeated four times in the Environment B procedure. For the Environment B procedure, the participants were told beforehand that the virtual reality environment was a reproduction of that in front of the psychology building. When asked, all of the participants recognized it and felt comfortable with it.

Instructions concerning the recognition memory task were given immediately following the study phase. To acquaint the participants with the textural changes in the environment, two films that displayed a rotation on the learning environment and on the recognition environment were presented side by side. Then, an example of the recognition procedure was shown to explain to the participants how to perform the confidence judgment and then the Remember-Know procedure. The confidence judgment was added to avoid the participants' assessments of RK responses on the basis of the level of confidence and to focus them on their states of consciousness. In the confidence judgment, the participants chose between two propositions: "Sure" if they were certain of their responses and "Unsure" if they were uncertain. In the Remember-Know procedure, The Remember (R) responses were associated with a feeling of reliving the initial event with recollection, and the Know (K) responses were associated with a feeling of familiarity without recollection.

During the recognition task, the participants watched 40 path films (20 new items and 20 old items) and were asked to determine whether each path belonged to the learning path. The participants were not informed of the fluency experimental manipulation. Fluency was manipulated via a within-subject and within-item variable: all of the paths were shown twice during the recognition task, once without acceleration and another time with acceleration. To avoid two successive presentations of the same item, the fluent and non-fluent conditions for each item were

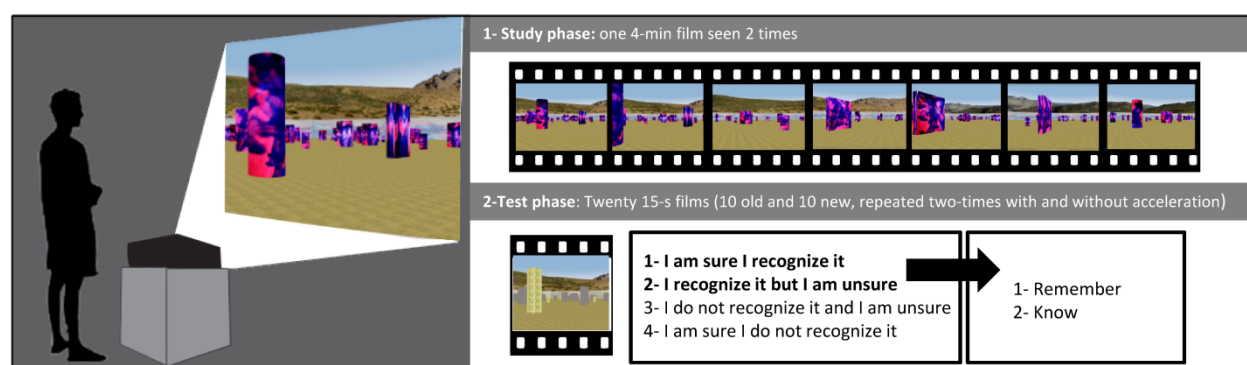


Figure 2: Overview of Experiment 1's procedure using Environment A

presented in two different phases, which were separated by a break. Each phase contained all of the items with one half in the fluent condition and the other half in the non-fluent condition; the two-phase presentation order was counterbalanced across two subgroups. The participants were not warned that the items were repeated. This item repetition during the recognition phase avoided confounding the fluency effect with an item effect for each subject. Nevertheless, this repetition of target and distractor in the second phase also led to a perceptual repetition priming of the test items, which could influence the recognition and reduce the contribution of the reconstruction process. In the present experiment, where the demand in the reconstruction process was low, we cannot exclude that the item repetition significantly reduced or nullified the effects linked to this process. Thus, the item repetition was included in the design.

Design

The design was as 2 (item status: studied vs. unstudied) x 2 (fluency: acceleration vs. no acceleration) x 2 (item repetition: first vs. second) x 2 (environment type: A – unfamiliar with distal and proximal elements vs. B – familiar with boundary elements) mixed-factorial design. The item status, fluency and item repetition were within-subject factors, and the environment type was a between-subject factor. The dependent variable was the number of “old” responses.

To assess the state of consciousness associate with the recognition, a Remember-Know procedure (R vs. K) and a Confidence judgment (Sure vs. Unsure) followed the recognition of an item. The number of R and K responses and the number of “Sure” and “Unsure” responses were analyzed independently as within-subject factors.

Results

Fluency effect on Remember-Know judgments

Table 1 shows the mean proportions of the responses in each experimental condition depending on environment A or B's procedure. The participants correctly recognized 60.0 % (SE = 1.7 %) of the studied items and falsely recognized 37.7 % (SE = 2.1 %) of unstudied items, with an associated d' of 0.56.

A mixed-ANOVA with a 2 (Fluency) x 2 (Item status) x 2 (RK judgments) x 2 (Item repetition) x Environment (A vs. B) design was conducted on the number of “old” responses. There was no main effect of the environment ($F < 1$) and crucially no interaction with others factors ($F < 1$), which reveals that the effects were similar across the environments. There was a main effect of item status, $F(1,60) = 63.57, p < .01, MSE = 1.17, \eta^2_p = 0.51$, and the studied items were significantly more labeled as “old” than the unstudied items. A significant main effect of RK judgment, $F(1,60) = 6.58, p < .05, MSE = 3.44, \eta^2_p = 0.10$, indicated that, when the items were recognized, they were more associated with R ($M = 57\%$, $SD = 20$

%) than K responses ($M = 43\%$, $SD = 20\%$). Unsurprisingly, there was also a significant interaction between Item status and RK judgment, $F(1,60) = 14.47$, $p < .05$, $MSE = 1.17$, $\eta^2_p = 0.22$, and the R responses were more attributed to the studied than the unstudied items. There was no effect of item repetition ($F < 1$), but it significantly interacted with RK responses, $F(1,60) = 4.90$, $p < .05$, $MSE = 0.84$, $\eta^2_p = 0.07$. The number of R responses decreased, and the K responses increased when the items were repeated.

Interestingly, there was no main effect of fluency on the “old” responses, $F(1,60) = 1.41$, $p = .35$, $MSE = 0.48$, $\eta^2_p = 0.02$, but a

significant 3-way interaction between Fluency x Repetition x RK judgment was found, $F(1,60) = 17.04$, $p < .01$, $MSE = 0.77$, $\eta^2_p = 0.27$. The nature of this effect is apparent in Figure 3. No other interactions were found to be significant. Decomposition of the 3-way interaction indicated that, during the first item presentation, there was a significant 2(Fluency) x 2(RK judgment) interaction, $F(1,60) = 11.21$, $p < .01$, $MSE = 0.81$, $\eta^2_p = 0.16$. This interaction revealed that there were significantly more R responses attributed to the accelerated than to the non-accelerated items, $F(1,60) = 4.32$, $p < .05$, $MSE = 0.68$, but there were significantly fewer K responses attributed

Table 1: Experiment 1’s results as a function of the type of environment (Env. A vs. Env. B). The mean proportion (and standard error) of the “old” (yes) responses are displayed associated with the level confidence (Sure vs. Unsure), Remember-Know (R vs. K) judgments as a function of item status (studied vs. unstudied), fluency (accelerated (acc) vs. non-accelerated (no-acc)) and item repetition (first presentation vs. second presentation). The “new” responses are provided as a function of the

Type of environment	Memory judgment	1 st presentation				2 nd presentation			
		Studied		Unstudied		Studied		Unstudied	
		Acc	No-Acc	Acc	No-Acc	Acc	No-Acc	Acc	No-Acc
Env. A	RK judgment								
	R	41.3 (4.3)	31.0 (4.0)	21.9 (4.1)	20.0 (3.5)	30.3 (3.3)	41.3 (4.0)	17.4 (3.3)	21.3 (3.6)
	K	18.1 (3.0)	25.2 (2.9)	14.8 (3.1)	20.0 (3.6)	25.8 (3.4)	20.6 (3.3)	21.9 (3.9)	18.7 (3.3)
Env. B	RK judgment								
	R	39.4 (4.6)	35.5 (3.2)	20.0 (3.1)	18.7 (3.7)	29.0 (3.3)	37.4 (3.7)	16.1 (3.0)	17.4 (3.3)
	K	20.0 (3.9)	27.1 (3.9)	13.5 (2.5)	20.0 (3.3)	30.3 (4.2)	25.2 (2.9)	21.3 (3.1)	18.7 (3.1)
Env. A	Confidence								
	Sure	29.7 (4.7)	23.2 (3.7)	8.4 (2.6)	6.5 (1.9)	23.9 (3.6)	29.0 (4.4)	7.1 (2.2)	8.4 (3.0)
	Unsure	29.7 (3.9)	32.9 (4.1)	28.4 (4.2)	33.5 (4.3)	32.3 (3.7)	32.9 (3.9)	32.3 (4.4)	31.6 (3.8)
Env. B	Confidence								
	Sure	34.8 (5.1)	29.0 (3.2)	12.3 (2.4)	14.2 (3.2)	27.7 (3.3)	29.7 (4.2)	12.3 (2.6)	11.0 (3.2)
	Unsure	23.2 (3.7)	33.5 (3.3)	21.3 (3.3)	25.2 (4.1)	32.3 (4.0)	32.3 (3.6)	24.5 (4.0)	25.2 (3.6)
Env. A	New responses	40.6 (4.1)	43.9 (3.8)	63.2 (4.5)	60.0 (4.5)	43.9 (3.9)	38.1 (4.3)	60.6 (4.4)	60.0 (4.0)
Env. B	New responses	40.6 (3.6)	37.4 (4.4)	66.5 (3.3)	61.3 (4.2)	40.6 (3.4)	37.4 (3.2)	62.6 (4.0)	63.9 (3.8)

to the accelerated than to the non-accelerated items, $F(1,60) = 8.89$, $p < .01$, $MSE = 0.72$. During the second item presentation (when the items were repeated), the 2(Fluency) \times 2(RK judgment) interaction was also significant, $F(1,60) = 10.68$, $p < .01$, $MSE = 0.75$, $\eta^2_p = 0.15$. This indicated that there were significantly fewer R responses attributed to the accelerated than to the non-accelerated items, $F(1,60) = 10.78$, $p < .01$, $MSE = 0.54$, but the K responses tended to be more attributed to the accelerated than to the non-accelerated items, $F(1,60) = 3.62$, $p = .06$, $MSE = 0.69$. To resume the determinants of the Fluency \times Repetition \times RK interaction, the presence of acceleration during the first item presentation increased the R responses and decreased the K responses, but the presence of acceleration decreased the R responses during the second item presentation.

Fluency effect on confidence judgments

A mixed-ANOVA with 2 (Fluency) \times 2(Item status) \times 2(confidence judgments) \times 2 (item repetition) \times 2 (environment) design was conducted on the number of “old” responses. There was a significant main effect of confidence, $F(1,60) = 14.99$, $p < .01$, $MSE = 4.34$, $\eta^2_p = 0.20$, and the participants had more “unsure” ($M = 29.4\%$, $SE = 1.6\%$) than “sure” responses ($M = 19.2\%$, $SE = 1.4\%$). The confidence judgment did not interact with fluency ($F < 1$). The confidence judgment interacted significantly with only item status $F(1,60) = 29.12$, $p < .01$, $MSE = 1.97$, $\eta^2_p = 0.33$, and there were more “sure” responses associated with the hits than the false alarms. No other effects were significant.

Discussion

The first goal of Experiment 1 was to assess the self-motion fluency effect on remembering during a cued-recall-like retrieval situation when we increased the similarity between learned and to-be-recognized items. The second goal was to assess the generality of this effect regarding spatial processes by using two different environments. The results indicated

that, when the reconstruction process was made less relevant to recognition, the same physical manipulation of self-motion fluency influenced the remember attributions in two different ways depending on whether the items were repeated or not. When the items were displayed for the first time, we replicated Cerles and Rousset’s (2012) results: the presence of acceleration increased R and decreased K response, which suggests that the perception of the self-motion fluency enhanced remembering. On the contrary, when the items were repeated, the self-motion fluency effect was not simply reduced but was reversed. Indeed, when the items were repeated, the R attributions decreased for the accelerated items, which suggests that the self-motion fluency was detrimental to remembering in this specific case. Regarding the generality of this effect, the absence of interaction with the environment suggests that the effect of the self-motion fluency on remembering arose independently of the spatial processes at play in the experiment.

The reversal pattern of the results found when the items were repeated suggests that there was a switch in the use of the self-motion fluency’s heuristic to determine R responses. This seems to occur incidentally because the experiment debrief revealed that the participants were not aware of the item repetition. Moreover, this reversal pattern of the results between the first and the second item presentation were found within the same experimental procedure, which suggests that the sensitivity of R attribution to the self-motion fluency could change inside the same situation. This result is in agreement with Ansons and Leboe’s (2011) studies that demonstrate flexibility in the use of heuristic to determine the recollection decision.

The decrease of remembering for the repeated items that were accelerated and thus fluent could be explained by stopping the participants’ use of a scene reconstruction process to recognize them. Hence, when the items were repeated, the participants might have changed their heuristic to infer

remembering attributions as well. This stop in the reconstruction process could be due to numerous factors: interference with first-presentation recognized items, the duration of the test phase, and a habituation to the environmental changes in the course of the recognition phase that led to considering the textural changes to be irrelevant. If the decisive underlying determinant of the heuristic shift cannot be determined in this experiment, the link between a stop of the target reconstruction process and the reversed effect of self-motion fluency can be experimentally tested. In Experiment 2, we evaluate the effect of the self-motion fluency when no scene reconstruction of the target was required to perform the recognition task. This type of retrieval situation is likely to occur when to-be-recognized items are copy cues of the learned items.

Experiment 2

The goal of Experiment 2 was to assess the effect of self-motion fluency when no scene reconstruction process was required on the target during the retrieval situation. If the decrease of R attributions found for fluent item recognition in Experiment 1 during the second item presentation was due to the absence of a reconstruction process, performing a recognition task based on only copy-cues should induce a fluency effect similar to this pattern of results. Self-motion fluency should always decrease R attributions even for the first item presentation (without effect of item repetition). Because the effect of self-motion fluency occurred independently of the spatial process at play, only the protocol of Experiment 1 with Environment B was used in Experiment 2.

Method

Participants

Thirty-one undergraduate students (age range 19-50, mean age 21.7, SD 5.47, 3 males)

at the University of Grenoble took part in the experiment for course credit. Each of the participant's gave their written informed consent to participate in the experiment.

Setting, materials and procedure

The materials and procedure were identical to those in the version of Experiment 1 that used Environment B, except that there was no environmental change between the learning and recognition phases (see Figure 1).

Design

The experiment used a 2 (item status: studied vs. unstudied) x 2 (fluency: acceleration vs. no acceleration) x 2 (item repetition: first vs. second) within-subject design. The dependent variable was the number of "old" responses. The number of R and K responses and the number of "Sure" and "Unsure" responses were analyzed independently as within-subject factors.

Results

Fluency effect on Remember-Know judgments

The mean proportions of the "old" responses in each experimental condition are shown in Table 2. The participants correctly recognized 69.0 % (SE = 2.7 %) of the studied items and falsely recognized 33.9 % (SE = 3.9 %) of the unstudied items; the associated d' was 0.91.

A within-subject ANOVA with a 2 (Fluency) x 2 (Item status) x 2 (RK judgments) x 2 (items repetition) factor design was conducted on the number of "old" responses. The analysis indicated a main effect of item status, $F(1,30) = 48.88$, $p < .01$, $MSE = 1.96$, $\eta^2_p = 0.62$, and the studied items were significantly more labeled as "old" than were the unstudied items. There was a significant main effect of RK judgments, $F(1,30) = 12.77$, $p < .01$, $MSE = 2.92$, $\eta^2_p = 0.30$, which reveals that there were more R than K judgments. Unsurprisingly, there was also a significant interaction between item status and RK judgments, $F(1,30) = 25.05$, $p < .01$, $MSE =$

1.24, $\eta^2_p = 0.45$, and the R responses were more attributed to the studied than the unstudied items. There was no effect of item repetition ($F < 1$).

Regarding the fluency effect, there was a significant main effect of fluency on the “old” responses, $F(1,30) = 6.50$, $p < .05$, $MSE = 0.24$, $\eta^2_p = 0.18$. The main effect of fluency indicated that the accelerated items were labeled as “old” less frequently than were the non-accelerated items. Moreover, the 3-way interaction between Fluency x Item Status x RK Judgments was also significant, $F(1,30) = 6.39$, $p < .05$, $MSE = 1.21$, $\eta^2_p = 0.18$. The nature of this effect is apparent in Figure 3. The 4-way interaction between Fluency x Repetition x RK judgments x Item status ($F < 1$) and the Fluency x Repetition x RK judgments interaction, $F(1,30) = 3.35$, $p = .08$, $MSE = 0.96$, $\eta^2_p = 0.10$, was not significant.

To decompose the Fluency x Item Status x RK Judgments interaction, analyses were computed to assess the Fluency*RK judgment interaction effect depending on item status. There was a significant 2(Fluency) x 2(RK

judgment) interaction, $F(1,30) = 10.73$, $p < .05$, $MSE = 1.18$, $\eta^2_p = 0.26$, for the studied items. This interaction revealed that the R responses were significantly less attributed to the accelerated than the non-accelerated items, $F(1,30) = 15.52$, $p < .01$, $MSE = 0.87$, but the amount of K responses did not significantly differ between the accelerated and non-accelerated items, $F(1,30) = 3.03$, $p = .09$, $MSE = 0.60$. On the contrary, there was no 2(Fluency) x 2(RK judgment) interaction for the unstudied items ($F < 1$).

Fluency effect on confidence judgments

A within-subject ANOVA with a 2 (Fluency) x 2(Item status) x 2(confidence judgments) x 2 (item repetition) design was conducted on the number of “old” responses. There was the same number of sure and unsure responses ($F < 1$). The confidence judgment did not interact with fluency ($F < 1$). It interacted significantly with only item status, $F(1, 30) = 10.97$, $p < .01$, $MSE = 2.07$, $\eta^2_p = 0.27$, and item repetition, $F(1, 30) = 6.48$, $p < .05$, $MSE = 0.32$, $\eta^2_p = 0.18$. There were more “sure”

Table 2: Experiment 2’s results. The mean proportion (and standard error) of “old” responses are displayed associated with the level confidence (Sure vs. Unsure), Remember-Know (R vs. K) judgments as a function of item status (studied vs. unstudied), fluency (accelerated (acc) vs. non-accelerated (no-acc)) and item repetition (first presentation/second presentation). The “new” responses are provided as a function of the experimental conditions.

Memory judgment	1 st presentation		2 nd presentation					
	Studied		Unstudied		Studied		Unstudied	
	Acc	No-Acc	Acc	No-Acc	Acc	No-Acc	Acc	No-Acc
RK judgment								
R	41.9 (3.9)	53.5 (3.8)	17.4 (4.3)	12.9 (2.9)	34.8 (3.6)	49.7 (4.3)	18.1 (3.6)	21.3 (4.2)
K	25.8 (3.1)	23.9 (3.0)	12.9 (3.0)	18.7 (2.9)	27.1 (4.0)	19.4 (3.1)	18.7 (3.1)	15.5 (3.3)
Confidence								
Sure	38.1 (3.9)	40.6 (4.6)	11.6 (3.6)	9.0 (2.2)	34.8 (4.1)	42.6 (3.7)	13.5 (3.4)	17.4 (4.0)
Unsure	29.7 (3.0)	36.8 (3.2)	18.7 (4.1)	22.6 (3.3)	27.1 (4.0)	26.4 (3.0)	23.2 (2.5)	19.3 (3.1)
New responses	32.2 (3.8)	22.6 (3.4)	69.7 (5.6)	68.4 (3.8)	38.1 (4.7)	31.0 (4.1)	63.2 (4.5)	63.2 (5.5)

responses on the studied items than on the unstudied. The number of “sure” responses decrease, but the number of “unsure” responses increased during the second item presentation.

Discussion

The goal of Experiment 2 was to assess the effect of self-motion fluency on remember attributions when recognition relied on copy cues, that is, when no reconstruction of the initial event was required during retrieval. The results showed that the acceleration decreased the remember responses, regardless of item repetition. Moreover, this effect appeared for only the studied items. These results differed from Experiment 1’s results. First, there was no modulation by item repetition of the interaction between fluency and the type of RK responses. Second, fluency was also found to affect the proportion of recognition.

In this experiment, introducing an acceleration decreased R attributions; fluency had the same effect here as in Experiment 1 when items were repeated. Given that recognition is based on copy-cues, the acceleration introduced dissimilarity between the learning and test items. Hence, the subsequent decrease in remember attributions could suggest the use of a heuristic based on the evaluation of similarity between the study and test items. Detecting any difference in perception could be considered to be evidence against remembering. This heuristic relies on an evaluation of similarity and is predicted by the Transfer Appropriate Processing framework (Morris, Bransford, & Franks, 1977) and the encoding specificity processing (Tulving & Thomson, 1973). According to these principles, a stimulus or processing match between encoding and retrieval conditions results in better memory for studied information compared with conditions of mismatch. Evidence of such a mnemonic benefit can be observed in Experiment 2 with the increase of both “old” and R responses for the non-accelerated items.

General discussion

The first goal of this article was to assess whether the feeling of remembering could be biased by enhancing the fluency of the scene reconstruction process during retrieval. That is, can the perception of an easy and accelerated reconstruction of an initial event (i.e., the self-motion fluency) constitute a basis for inference of remembering? We hypothesized that the perception of the self-motion fluency when an ongoing reconstruction process occurred would lead to the illusory perception that the scene reconstruction process occurred more fluently. The reconstruction process was operationalized by the incomplete cues, and the participants had to reconstruct the supplementary details of the target from memory to perform the recognition task. The second goal of these experiments was to determine the boundary conditions for people’s reliance on this particular heuristic. Those studies focused more precisely on the impact of similarities between the stimuli of the learning and test phases because increasing the similarities necessarily decreased the need to appeal to a reconstruction process to perform the recognition task. To operationalize such an effect, we varied the quality and quantity of the cues provided during the recognition test.

The results of Experiment 1 replicated Cerles and Rousset’s (2012) results (cf. Figure 3). However, the increase of remember responses with self-motion fluency was restricted to the test situations in which the test items were displayed for the first time. On the contrary, the effect of fluency was reversed when the items were displayed for the second time; the remember attributions were the highest in the non-fluent condition. Experiment 2 used copy-cues of the studied items and replicated this last pattern from the first item presentation.

The inversion of the results found when the items were repeated in Experiments 1 highlighted that the positive or negative value of this effect of self-motion fluency on

remembering was dependent of the retrieval situation. Indeed, the same experimental manipulation (introduction of an acceleration of test items) can lead to two opposite effects depending on the experimental characteristics of the test setting (item repetition or incomplete vs. copy cues). As previously discussed, the effect of self-motion fluency as a basis to infer remembering is likely to depend on the occurrence of an ongoing reconstruction process of the visual scene during retrieval. This process would occur mainly in the first presentation of items in Experiment 1 independently of the type of

spatial environment. On the contrary, the reconstruction process seems to be minimized or absent during the retrieval phase of Experiment 2 and in Experiment 1 when the items were repeated. Given the results of Experiment 2, we suggest that, in this case, the self-motion fluency is not used as a heuristic to infer remembering and could be replaced by another heuristic such as an evaluation of similarity.

Importantly, self-motion fluency impacted only remember-know responses but did not influence the confidence ratings. Hence, this fluency may hold a specific involvement on

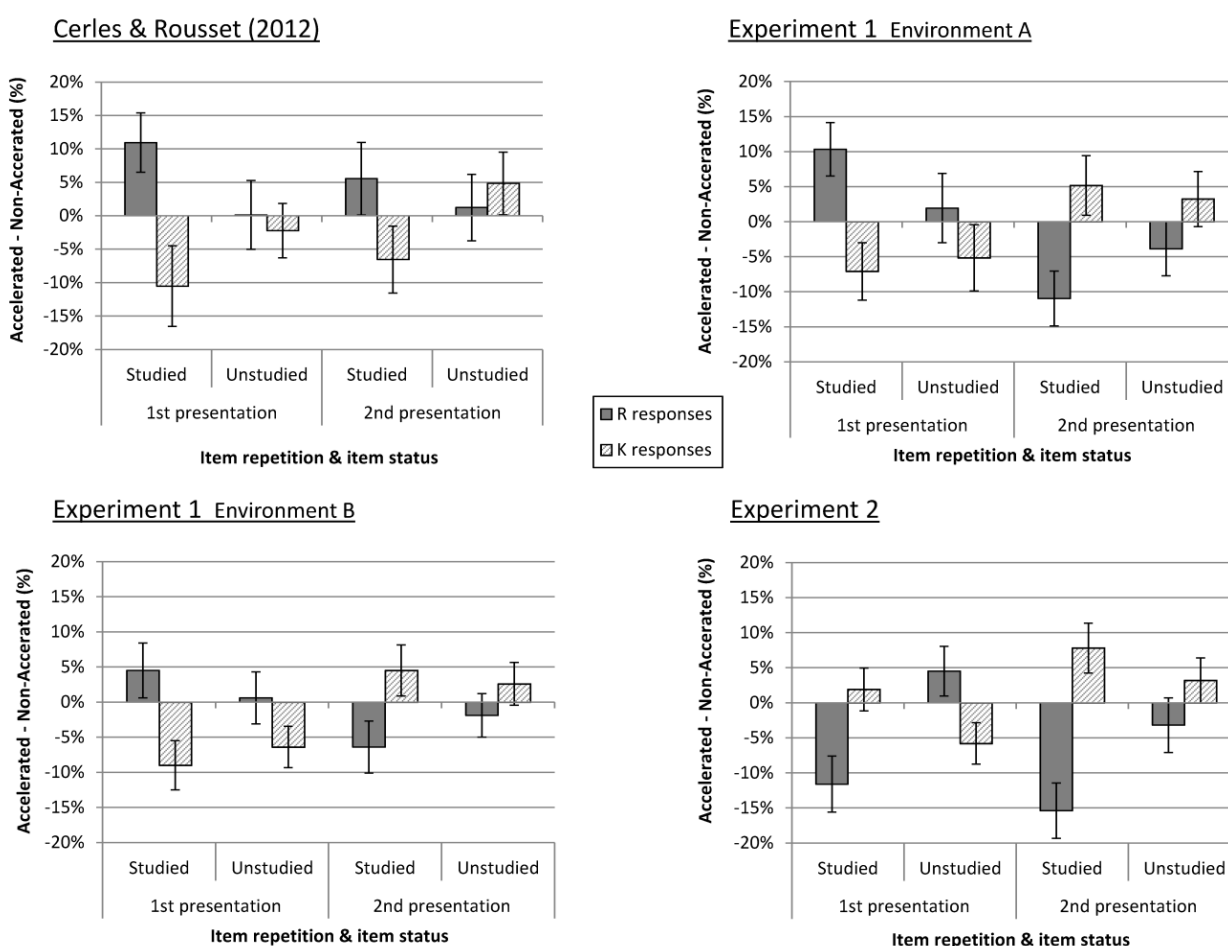


Figure 3: Fluency (% of trials labelled as "old" for the accelerated vs. non-accelerated items) as a function of the studied (hits) or unstudied (false alarms) items and the first or second presentation of the items, for the remember (grey) and know (grey striped) responses, in Cerles and Rousset (2012) study, Experiment 1 with Environment A, Experiment 1 with Environment B, and Experiment 2. A negative mean indicates that there is a higher proportion of "old" responses in the non-accelerated (non-fluent) than the accelerated (fluent condition), and the positive mean indicates a higher proportion of "old" responses in the accelerated (fluent) than the non-accelerated (non-fluent) condition.

the phenomenology of remembering. This is in accordance with Rajaram's (1993) study, which found that perceptual fluency differentially moderates remember-know and confidence judgments. Our purpose was to assess the inferential nature of remembering and its reliance on a fluency heuristic regardless of whether the underlying process of the remember-know procedure is a remember-to-familiarity continuum (Donaldson, 1996; Dunn, 2004; Wixted & Stretch, 2004) or two distinct processes (Yonelinas, 2002). Although our results do not allow us to differentiate these two propositions, they distinguish the RK from the confidence responses.

Remembering as a product of metacognitive inference

The present study's results indicate that remembering could be influenced by a fluency heuristic because the presence of acceleration during path recognition could modulate the remember-know attributions. It also highlighted that the subjective state associated with recognition as a function of fluency could change incidentally during the recognition test when the characteristic of the test situation changed (when the test item were displayed for the second time). This is in accordance with Kurilla and Westerman (2011), who stated, in a review on inferential processes in subjective reports of recollection, that "subjective experience of remembering is completely constructed and is a by-product of complex and strategic inference concerning subtle changes in ongoing stimulus processing and perception."

Indeed, studies that manipulated other types of fluency such as conceptual fluency also found results that agree with this proposal (Ansons & Leboe, 2011; Leboe & Whittlesea, 2002). These studies highlighted that remember attributions depend on the characteristic of the present experimental situation, which could concern either the participants' expectations or the characteristics of the experimental setting such as the available properties of cues and the frequency

of the cue-target associations. The influence of the test situation on the use of the fluency heuristic has also been highlighted by studies that assess the effect of fluency on familiarity (Westerman, 2008; Whittlesea & Leboe, 2003). Finally, the sensitivity of remember responses to surrounding test context changes has also been underlined by studies out of the fluency framework (Bodner & Lindsay, 2003; Rotello, Macmillan, Reeder, & Wong, 2005). The effects of the retrieval condition changes on fluency heuristic and on remembering were assessed in all of these experiments via across group comparisons. On the contrary, the participants in Experiment 1 were asked to judge each test item twice. This procedure allows an effect of experimental setting change (i.e., first vs. second presentation) on remembering and fluency within the same group of participants and within the same experimental procedure to be highlighted for the first time.

The presence of two reversed effects of the same fluency manipulation within the same procedure in Experiment 1 suggests that the use of a particular heuristic during a recognition phase could change within the same test phase. In agreement with this proposal, Leboe and Whittlesea (2002) have suggested that the interpretation of a subjective experience such as remembering relies on a decision-process that could be based on distinct heuristics. At least three heuristics could guide our memory judgments (Whittlesea & LeBoe, 2000): the *fluency* heuristic, the *generation* heuristic, and the *resemblance* heuristic. The fluency heuristic is based on the ease/efficiency of processing a stimulus that is physically present (Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989). The generation heuristic is the generation of details about a prior experience with a stimulus, the details of which are not perceptually available in the current stimulus display. The resemblance heuristic is the degree to which elements of a current stimulus match the general properties of a set of prior experiences. Both the resemblance and the generation heuristics are

based on the ease of producing or processing target and contextual elements. Moreover, a resemblance of processing heuristic has been suggested to specifically underlie decisions about where and when an item was encountered (Ansons & Leboe, 2011). This last heuristic would reflect a metacognitive understanding of the principle of transfer-appropriate processing (Morris, Bransford, & Franks, 1977).

When the self-motion fluency increased remember attributions during the first item presentation of Experiment 1, we suggest that the participants interpreted this information according to the generation heuristic proposed by Whittlesea and Leboe (2000). Indeed, the increase of remember attributions occurred only when supplementary information generation about the target could be used to perform the recognition task. On the contrary, when no supplementary information about the target was required (i.e., when the test items were similar to the studied items), the absence of fluency corresponded to higher remember attributions. In this last case, because no reconstruction process of the target was required, we suggest that the participants stopped referring to a generation heuristic to infer remembering on the basis of fluency. Instead, we suggest that the participants used a resemblance of processing heuristic (Ansons & Leboe, 2011), and thus the difference in self-motion speed became an element against remembering. The use of two different heuristics inside the same recognition test informs that the participants' metacognitive decisions to infer remember responses are based on expectations that are moderated by the test context and could change incidentally inside the same test phase when the characteristics of the test situation change.

Fluency as a mechanism that allows imagination-recollection distinction

The role of expectation in differentiating remembering from imagination has been theorized by the "source monitoring" framework (Johnson, Hashtroudi, & Lindsay,

1993). It highlights the difficulty that people experience in discriminating between actual and imagined prior events and emphasizes that there are no a priori objective criteria that allow people to discriminate between actual prior experiences and imagined events. This framework suggests that the imagination-recollection distinction would be performed via an attribution process based on the evaluation of the recollection production. The SCAPE model (Leboe & Whittlesea, 2002) also suggests that inferential processes evaluate the quality and content of the information that comes to mind to attribute a source in the past or the present to this information.

This need for a distinction between actual recollection and imagination has also been highlighted in the neuroscience of episodic memory (Schacter & Addis, 2007). In fact, both processes would rely on a constructive process that allows reliving past events during recollection and simulating or imagining future episodes, happenings and scenarios. Following this constructive view of episodic memory, a growing body of research has shown that imagining and remembering share cognitive and neural processes (Addis, Pan, Vu, Laiser, & Schacter, 2009; Addis, Wong, & Schacter, 2007; Mullally, Hassabis, & Maguire, 2012; Spreng, Mar, & Kim, 2009, for a review see Schacter & Addis, 2007). Various common processes have been proposed to account for these similarities such as a scene construction process (Hassabis & Maguire, 2007; Maguire & Mullally, 2013) or self-projection (Buckner & Carroll, 2007).

The nature of the process that allows for the discrimination between actual recollection and imagination is crucial. The vividness of the visual imagery associated with the recollection has been suggested to support the discrimination between recollection and imagination. Indeed, Dodson and Shacter (2001, 2002) reported that remember responses could rely on a metacognitive process based on people's expectations to remember the vivid details of an experience. It has been shown that

the vividness of memories increased the recollection strength (Rubin, 2005; Rubin, Schrauf, & Greenberg, 2003). Moreover, when the vividness of imagined and relived scenarios were controlled for (Hassabis, Kumaran, & Maguire, 2007), a greater sense of presence contributed to distinguishing the real from the imaginary memories. In summary, the distinction between imagined and relived events seems to rely on vividness and sense of presence, which are qualitative and quantitative components of the recollected event.

Gomez and colleagues (2013, 2012, 2009) proposed that an attribution based on functional characteristics of the recollection process itself allows disentangling imagined scenarios from real recollection. They suggested that the feeling of reliving an event is determined by the fluency of the processing recreating the specific egocentric viewpoint experienced during the initial event. The perception of a fluent reinstatement of an egocentric perspective at test will indicate that this perspective has been experienced during the initial event (and is not an imagined reconstructed perspective), which leads to the feeling of autoevident consciousness linked to recollection. In this framework, autoevident consciousness is a property that emerges from the fluency characteristic of a scene construction process that allows a visuospatial context reinstatement.

Some of the results of the present study are in agreement with Gomez and colleagues' proposal. We isolated the functional properties of the scene reconstruction process by comparing two conditions (fluent and non-fluent), which were strictly equivalent on the content proposed during learning and test but differed in the dynamic of the cues that supported retrieval. The acceleration was introduced to generate the feeling that the access to a particular visuospatial perspective was operating more fluently than was the access to another (when the acceleration was absent). The results indicated that the acceleration increased remembering

attributions only when recognition was based on incomplete cues (Experiment 1) and when the participants were supposed to refer to a reconstruction process on the basis of these cues to perform the task (i.e., during the first time the items were provided). This suggests that the acceleration applied to the cues gives rise to autoevident consciousness only when the recognition test had to rely, at least partially, on the reconstruction of elements that were absent from the cues, as in a cued-recall task. Consequently, it is not the self-motion fluency *per se* that is at the root of the attribution process but the interplay of the self-motion fluency and an ongoing reconstruction process.

In this framework, the inversion of the fluency effect when the items were repeated can be interpreted as a diminution of the reliance on a reconstruction process. However, in Experiment 1, there was no direct evidence for a stop of the reconstruction process for the repeated items and there are multiple possible causes for such presumed stop. Nevertheless, two pieces of evidence support this last hypothesis. First, when the demand on the reconstruction process was high due to the modification of the nature of the cues between learning and test as in Cerles and Rousset's (2012) experiment, the reversal did not occur. Second, when the demand on the reconstruction process was reduced, the inversion was observed independently of the specific spatial characteristics of the environment (Experiment 1) and, most importantly, this inversed pattern of results corresponded precisely to the pattern observed in the copy-cues situation (Experiment 2) where no reconstruction of the target was required. In this case, the only requirement to perform the recognition task was a search for similarities between the displayed and the memorized perspective. Such an effect of the similarities between study and test has been theorized by the Transfer Appropriate Processing framework (Morris, Bransford, & Franks, 1977) and the encoding specific processing (Tulving & Thomson, 1973). Because most experiments on remembering

employ a typical recognition task with copy cues at test (e.g., Kurilla & Westerman, 2008), it seems that they consistently found an effect of similarity between study and test on remembering. In Experiment 2, because the test items were copy-cues of the studied items, the acceleration simply introduced dissimilarity. Thus, the absence of acceleration, which was the more similar condition, increased the remember responses associated with recognition and recognition judgments rate.

In summary, the results of the present study are in agreement with the proposal of an inferential basis for remembering. They also suggest that remembering may be inferred using various heuristics depending on the characteristics of the recognition setting. When the reconstruction of the target is required, a generation heuristic can be used to infer remembering contrary to the experimental situation where no reconstruction of the target is required; a resemblance of process heuristic can be used in this latter situation. These findings of opposite effects of the same experimental manipulation depending on the retrieval setting highlight that the attribution of fluency is an intricate process that takes into account the specific mechanism at play during a memory task.

References

- Addis, D. R., Pan, L., Vu, M.-A., Laiser, N., & Schacter, D. L. (2009). Constructive episodic simulation of the future and the past: Distinct subsystems of a core brain network mediate imagining and remembering. *Neuropsychologia*, 47(11), 2222-2238.
- Addis, D. R., Wong, A. T., & Schacter, D. L. (2007). Remembering the past and imagining the future: Common and distinct neural substrates during event construction and elaboration. *Neuropsychologia*, 45(7), 1363-1377.
- Ansons, T. L., & Leboe, J. P. (2011). The Constructive Nature of Recollection. In P. Higham & J. P. Leboe (Eds.), *Constructions of remembering and metacognition: Essays in honor of Bruce Whittlesea* (pp. 65-78). London, UK: Palgrave MacMillan.
- Bird, C. M., & Burgess, N. (2008). The hippocampus and memory: insights from spatial processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(3), 182-194.
- Bodner, G. E., & Lindsay, D. S. (2003). Remembering and knowing in context. *Journal of Memory and Language*, 48(3), 563-580.
- Brown, A. A., & Bodner, G. E. (2011). Re-examining dissociations between remembering and knowing: Binary judgments vs. independent ratings. *Journal of Memory and Language*, 65(2), 98-108.
- Buckner, R. L., & Carroll, D. C. (2007). Self-projection and the brain. *Trends in cognitive sciences*, 11(2), 49-57.
- Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. *Psychological review*, 114(2), 340-375.
- Cerles, M., & Rousset, S. (2012). Bias in self-motion perceived speed can enhance episodic memory. *Cognitive processing*, 13(1), 121-124.
- Crawley, S., & French, C. (2005). Field and observer viewpoint in remember-know memories of personal childhood events. *Memory*, 13(7), 673-681.
- Dodson, C. S., & Schacter, D. L. (2001). "If I had said it I would have remembered it": Reducing false memories with a distinctiveness heuristic. *Psychonomic Bulletin & Review*, 8(1), 155-161.
- Dodson, C. S., & Schacter, D. L. (2002). When false recognition meets metacognition: The distinctiveness heuristic. *Journal of Memory and Language*, 46(4), 782-803.
- Donaldson, W. (1996). The role of decision processes in remembering and knowing. *Memory & Cognition*, 24(4), 523-533.
- Dunn, J. C. (2004). Remember-know: a matter of confidence. *Psychological review*, 111(2), 524-542.
- Gardiner, J. M. (2001). Episodic memory and autonoetic consciousness: a first-person approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1413), 1351-1361.
- Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S., Lebas, J.-f., & Baci, M. (2013). Ongoing egocentric spatial processing during learning of non-spatial information results in temporal-parietal activity during retrieval. *Frontiers in Psychology*, 4, 366.
- Gomez, A., Rousset, S., & Baci, M. (2009). Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. *Acta psychologica*, 132(3), 221-227.
- Gomez, A., Rousset, S., & Charnallet, A. (2012). Spatial deficits in an amnesic patient with hippocampal damage: questioning the multiple trace theory. *Hippocampus*, 22(6), 1313-1324.
- Hassabis, D., Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2007). Using imagination to understand the neural basis of episodic memory. *The Journal of Neuroscience*, 27(52), 14365-14374.

- Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2007). Deconstructing episodic memory with construction. *Trends in cognitive sciences*, 11(7), 299-306.
- Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2009). The construction system of the brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1521), 1263-1271.
- Higham, P. A., & Vokey, J. R. (2004). Illusory recollection and dual-process models of recognition memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 57(4), 714-744.
- Jacoby, L., Kelley, C., & Dywan, J. (1989). Memory attributions. In H. L. Roediger & F. I. M. Craik (Eds.), *Varieties of memory and consciousness: Essays in honour of Endel Tulving* (pp. 391-422). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Jacoby, L. L., & Dallas, M. (1981). On the relationship between autobiographical memory and perceptual learning. *Journal of Experimental Psychology: General*, 110(3), 306-340.
- Johnson, M. K., Hashtroudi, S., & Lindsay, D. S. (1993). Source monitoring. *Psychological bulletin*, 114(1), 3-28.
- Kurilla, B. P., & Westerman, D. L. (2008). Processing fluency affects subjective claims of recollection. *Memory & Cognition*, 36(1), 82-92.
- Kurilla, B. P., & Westerman, D. L. (2011). Inferential processes in subjective reports of recollection. In P. Higham & J. P. Leboe (Eds.), *Constructions of remembering and metacognition: Essays in honor of Bruce Whittlesea* (pp. 79-90). London, UK: Palgrave MacMillan.
- Lanska, M., Olds, J. M., & Westerman, D. L. (2014). Fluency effects in recognition memory: Are perceptual fluency and conceptual fluency interchangeable? *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 40(1), 1-11.
- Leboe, J. P., & Whittlesea, B. W. A. (2002). The inferential basis of familiarity and recall: Evidence for a common underlying process. *Journal of Memory and Language*, 46(4), 804-829.
- Maguire, E. A., & Mullally, S. L. (2013). The hippocampus: A manifesto for change. *Journal of Experimental Psychology: General*, 142(4), 1180-1189.
- Migo, E. M., Mayes, A. R., & Montaldi, D. (2012). Measuring recollection and familiarity: Improving the remember/know procedure. *Consciousness and cognition*, 21(3), 1435-1455.
- Mitchell, K. J., & Johnson, M. K. (2000). Source monitoring: Attributing mental experiences. In E. Tulving & F. I. M. Craik (Eds.), *The Oxford handbook of memory* (pp. 179-195). New York: Oxford University Press.
- Morris, C. D., Bransford, J. D., & Franks, J. J. (1977). Levels of processing versus transfer appropriate processing. *Journal of verbal learning and verbal behavior*, 16(5), 519-533.
- Mullally, S. a. L., Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2012). Scene construction in amnesia: an fMRI study. *The Journal of Neuroscience*, 32(16), 5646-5653.
- Olds, J. M., & Westerman, D. L. (2012). Can fluency be interpreted as novelty? Retraining the interpretation of fluency in recognition memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 38(3), 653-664.
- Rotello, C. M., Macmillan, N. A., Reeder, J. A., & Wong, M. (2005). Theremember response: Subject to bias, graded, and not a process-pure indicator of recollection. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12(5), 865-873.
- Rubin, D. C. (2005). A basic-systems approach to autobiographical memory. *Current Directions in Psychological Science*, 14(2), 79-83.
- Rubin, D. C., Schrauf, R. W., & Greenberg, D. L. (2003). Belief and recollection of autobiographical memories. *Memory & Cognition*, 31(6), 887-901.
- Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007). The cognitive neuroscience of constructive memory: remembering the past and imagining the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1481), 773-786.
- Spreng, R. N., Mar, R. A., & Kim, A. S. N. (2009). The common neural basis of autobiographical memory, prospection, navigation, theory of mind, and the default mode: a quantitative meta-analysis. *Journal of cognitive neuroscience*, 21(3), 489-510.
- Taylor, J. R., Buratto, L. G., & Henson, R. N. (2013). Behavioral and neural evidence for masked conceptual priming of recollection. *Cortex*, 49(6), 1511-1525.
- Taylor, J. R., & Henson, R. N. (2012). Could masked conceptual primes increase recollection? The subtleties of measuring recollection and familiarity in recognition memory. *Neuropsychologia*, 50(13), 3027-3040.
- Tulving, E. (1982). Synergistic ecphory in recall and recognition. *Canadian Journal of Psychology/Revue canadienne de psychologie*, 36(2), 130-147.
- Tulving, E. (1985). Memory and consciousness. *Canadian Psychology*, 25, 1-12.
- Tulving, E. (2002). Episodic memory: From mind to brain. *Annual review of psychology*, 53(1), 1-25.
- Tulving, E., & Thomson, D. M. (1973). Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychological review*, 80(5), 352-373.
- Westerman, D. L. (2008). Relative fluency and illusions of recognition memory. *Psychonomic bulletin & review*, 15(6), 1196-1200.
- Westerman, D. L., Lloyd, M. E., & Miller, J. K. (2002). The attribution of perceptual fluency in

- recognition memory: The role of expectation. *Journal of Memory and Language*, 47(4), 607-617.
- Westerman, D. L., Miller, J. K., & Lloyd, M. E. (2003). Change in perceptual form attenuates the use of the fluency heuristic in recognition. *Memory & cognition*, 31(4), 619-629.
- Whittlesea, B. W. A. (1993). Illusions of familiarity. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 19(6), 1235-1953.
- Whittlesea, B. W. A., Jacoby, L. L., & Girard, K. (1990). Illusions of immediate memory: Evidence of an attributional basis for feelings of familiarity and perceptual quality. *Journal of Memory and Language*, 29(6), 716-732.
- Whittlesea, B. W. A., & LeBoe, J. P. (2000). The heuristic basis of remembering and classification: fluency, generation, and resemblance. *Journal of Experimental Psychology: General*, 129(1), 84-106.
- Whittlesea, B. W. A., & Leboe, J. P. (2003). Two fluency heuristics (and how to tell them apart). *Journal of Memory and Language*, 49(1), 62-79.
- Whittlesea, B. W. A., & Williams, L. D. (2000). The source of feelings of familiarity: the discrepancy-attribution hypothesis. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 26(3), 547-565.
- Whittlesea, B. W. A., & Williams, L. D. (2001a). The discrepancy-attribution hypothesis: I. The heuristic basis of feelings and familiarity. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 27(1), 3-13.
- Whittlesea, B. W. A., & Williams, L. D. (2001b). The discrepancy-attribution hypothesis: II. Expectation, uncertainty, surprise, and feelings of familiarity. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 27(1), 14-33.
- Wixted, J. T., & Stretch, V. (2004). In defense of the signal detection interpretation of remember/know judgments. *Psychonomic Bulletin & Review*, 11(4), 616-641.

D. Récapitulatif des résultats des études 1, 2 et 3

Les 3 études présentées précédemment diffèrent uniquement par le matériel utilisé, les protocoles de la phase test étant similaires. Nous allons donc présenter succinctement le matériel utilisé puis nous résumerons les principaux résultats obtenus pour chacune de ces études. La discussion de cette série d'expériences s'effectuera dans la discussion générale.

Etude 1 : maximisation d'un processus de reconstruction lors de la reconnaissance

Le matériel utilisé dans cette expérience est un grand environnement inconnu composé d'éléments disposés aléatoirement dans l'environnement. Il ne comporte aucun indice de frontières. L'environnement utilisé lors de l'apprentissage du trajet est constitué de plantes et d'armoires qui sont ensuite remplacés respectivement par des cylindres verts et des blocs gris lors de la reconnaissance.

Les résultats indiquent que la fluence de mise à jour égocentrée (MJE) n'influence pas le taux de reconnaissances mais augmente le nombre de réponses R associées aux bonnes reconnaissances (i.e., uniquement pour les items appris), que les items aient été répétés ou non. Ces résultats sont en accord avec le modèle de Gomez et collaborateurs qui propose que la perception d'une fluence MJE puisse donner lieu à une sensation de conscience auto-noétique.

Etude 2 : minimisation du processus de reconstruction et effet de l'environnement spatial

Cette expérience utilise un facteur supplémentaire, l'environnement, manipulé en inter-sujet. Deux groupes de participants ont réalisé l'expérience avec un environnement différent (environnements A et B). L'environnement A est une adaptation de l'environnement de l'étude 1 (environnement large, non familier) avec une augmentation du réalisme visant à favoriser l'immersion des participants lors du trajet. L'environnement B est un environnement connu des participants (il est situé devant le bâtiment de l'université) composé d'une place vide dans laquelle s'effectuent les déplacements et entourée d'indices de frontières (par exemple des bâtiments). Pour les deux types d'environnement, un changement de texture est appliqué entre l'apprentissage et la reconnaissance. Les éléments constituant l'environnement A changent de texture mais restent de même nature tandis que les indices de frontières de l'environnement B sont dégradés, ils apparaissent en noir et blanc et conservent seulement leurs contours, les détails étant enlevés.

Concernant l'effet de l'environnement, celui-ci n'interagit pas avec l'effet de la fluence. Il semble donc que la fluence MJE ne soit pas sensible à des changements d'environnement ou à différents types de stratégies spatiales. Il existe une interaction Répétition*Fluence*Réponses RK significative. Lors de la première présentation des items, la fluence MJE augmente les réponses R comme dans l'étude 1 et conformément aux prédictions de Gomez et collaborateurs. En revanche, lorsque les items sont répétés (lors de la seconde présentation), la présence d'une fluence diminue les réponses R. On trouve donc deux effets opposés de la fluence MJE sur les réponses R en fonction de la répétition ou non des items.

Etude 3 : absence de processus de reconstruction des items cibles lors de la reconnaissance

Cette expérience utilise le même environnement entre l'apprentissage et la reconnaissance afin de tester l'effet de la fluence MJE lorsque la reconnaissance ne nécessite pas de reconstruire les items cibles initiaux. Elle utilise l'environnement B de l'étude 2 (environnement familier de type arène).

Les résultats indiquent que la fluence MJE diminue le nombre de reconnaissances. De plus, la fluence diminue les réponses R associées aux reconnaissances d'items appris, indépendamment de la répétition des items. Les résultats de cette expérience sont similaires à la configuration de résultats obtenue dans l'expérience 2 lorsque les items étaient répétés. Ces résultats permettent de supposer que la diminution des réponses R, trouvée dans l'expérience 2 lorsque les items sont répétés, serait liée à une diminution/arrêt du processus de reconstruction en cours. L'absence de ce processus a pu conduire à une autre interprétation de la fluence MJE allant à l'encontre d'une attribution de conscience autoévaluative.

Synthèse

Parmi les trois études présentées ci-dessus, on constate deux effets différents de la fluence MJE sur les réponses RK. Quand un processus de reconstruction de l'évènement initial semble être à l'œuvre lors de la reconnaissance (dans l'expérience 1 et lors de la première présentation des items dans l'expérience 2), la présence d'une fluence entraîne une hausse des attributions de réponses R associées aux reconnaissances. En revanche, lorsque ce même processus de reconstruction est minimisé ou absent (dans l'expérience 3 ou lors de la répétition des items dans l'expérience 2), la présence d'une accélération provoque une diminution des attributions de réponses R associées aux reconnaissances. Ces résultats indiquent que la perception d'une fluence MJE et son interprétation en tant que conscience

autonoëtique, sont dépendants des processus en jeu lors de la reconnaissance et de la présence ou non d'un processus de reconstruction de l'item cible.

E. Analyse et étude complémentaires

E.1. Analyse complémentaire sur l'étude 2 : effet de la gêne occasionnée par le changement de texture

Objectif

Un entretien a été effectué en fin d'expérience auprès des participants de l'étude 2. Lors de cet entretien, nous avons observé des comportements différents face au changement d'environnement entre l'apprentissage et la reconnaissance. Certains participants étaient gênés par le changement d'environnement, ils avaient alors mis en place un processus de reconstruction pour pouvoir reconnaître les trajets présentés lors de la phase test. À l'inverse, d'autres participants n'étaient absolument pas gênés par le changement d'environnement et n'avaient pas besoin de se référer à l'environnement initial pour reconnaître les trajets. Si l'effet de la fluence sur l'augmentation des réponses R lors de la première présentation des items est dû à la présence d'un processus de reconstruction, alors cet effet devrait surtout s'observer sur les participants ayant mis en place un processus de reconstruction lors de la reconnaissance.

Méthode

Lors de l'entretien post-expérience, une question portait sur la gêne que les participants avaient ressentie face au changement d'environnement entre l'apprentissage et le test. La réponse à cette question a permis de classer les participants en trois catégories différentes. Cependant, étant donné que les changements environnementaux étaient différents entre les conditions d'environnements A et B, la catégorisation de ces deux groupes de participants s'est effectuée différemment.

Catégorisation des participants dans la condition Environnement A :

Dans la condition Environnement A (grand environnement inconnu avec des taches d'encre sur les éléments), le changement portait sur la texture des éléments dispersés dans l'environnement. Par conséquent, la gêne ressentie face au changement d'environnement dépendait essentiellement du fait que les participants avaient été attentifs ou non aux textures lors de l'apprentissage. La catégorisation des participants s'est donc effectuée par rapport à la

gêne ressentie et en fonction de l'attention portée aux textures des éléments lors de l'apprentissage.

- *Niveau 1 (gêne nulle)* : dans un premier groupe, les participant (n = 5) n'ont pas été attentifs aux taches d'encre présentes sur les éléments de l'environnement lors de l'apprentissage. Ils faisaient d'avantage attention aux positions et aux configurations générales d'éléments. Par la suite, ils n'ont pas été gênés par le changement d'environnement pour reconnaître les trajets.
- *Niveau 2 (gêne modérée)* : un second groupe de participants (n = 12) a peu/pas pris en compte les taches d'encre à l'apprentissage mais a été gêné pour effectuer la tâche de reconnaissance au début de la phase test. Ces participants se sont progressivement adaptés au changement d'environnement et n'ont plus cherché à reconstituer les taches d'encres dès le milieu/fin de la phase test.
- *Niveau 3 (gêne forte)* : un troisième groupe de participants (n = 14) s'est concentré sur les taches d'encre à l'apprentissage et a donc été perturbé pour effectuer la tâche de reconnaissance. Ces participants ont indiqué avoir pu visualiser les taches d'encre encodées initialement pour effectuer la tâche de reconnaissance.

Catégorisation des participants dans la condition d'environnement B :

Dans la condition d'environnement B (environnement familier de type arène), le changement portait sur l'aspect global de l'environnement puisque les éléments de frontière changeaient d'apparence (ils apparaissaient en noir et blanc sans les détails) mais pas d'identité. Par rapport à l'environnement A, les éléments avaient une identité bien marquée pour les participants qui connaissaient cet environnement pour y passer quotidiennement. L'absence de changement d'identité des éléments et le fait qu'ils soient connus ont fait que beaucoup de participants ont utilisé une stratégie de verbalisation face au changement d'environnement pour effectuer la reconnaissance. Cette stratégie semble avoir diminué la gêne ressentie. La répartition des participants entre les trois niveaux de gêne est donc très inégale, la grande majorité des participants ayant ressenti une gêne modérée face au changement d'environnement (gêne faible = 7 participants, gêne modérée = 21 participants, gêne forte = 3 participants).

Face à l'inégalité de la répartition des participants dans la condition d'environnement B, nous avons conduit l'analyse supplémentaire sur le niveau de gêne ressenti comme facteur inter-sujet avec uniquement les participants de la condition d'environnement A.

Hypothèses sous-tendant l'analyse complémentaire

Si la présence d'un processus de reconstruction est responsable de l'effet de la fluence MJE sur l'augmentation des réponses R trouvée lors de la première présentation, alors le niveau de gêne des participants devrait influencer l'effet d'interaction Fluence*Réponses RK observé lors de la première présentation des items. En revanche, comme le processus de reconstruction n'est pas censé influencer l'effet Fluence*Réponses RK observé lors de la seconde présentation, le niveau de gêne ressenti ne devrait pas influencer cet effet.

Pour tester ces hypothèses, une ANOVA mixte a été effectuée avec comme facteurs intra-sujets, le statut des items, l'ordre de présentation, la fluence et les réponses RK, et comme facteur inter-sujet, le niveau de gêne ressenti.

Résultats

On ne trouve aucun effet principal du Niveau de gêne ressenti ($F < 1$). Le niveau de gêne interagit uniquement avec l'interaction Ordre de présentation*Fluence*Réponses RK, $F(2, 28) = 5,37$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.28$. Aucune autre interaction n'est significative. Cette interaction triple indique que l'effet obtenu dans l'étude 2 sur la modulation, par la répétition des items, de l'interaction Fluence*Réponses RK semble être à son tour modulé par le niveau de gêne des participants comme nous en faisons l'hypothèse.

Afin de spécifier cette interaction, nous avons testé séparément l'interaction Gêne*Fluence*Réponses RK lors de la première présentation et lors de la seconde présentation des items. On trouve une interaction Gêne*Fluence*Réponses RK significative lors de la première présentation des items, $F(2, 28) = 4,80$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.26$ (cf. Figure 9). Cette interaction n'est pas significative lors de la seconde présentation des items, $F(2, 28) = 1,62$; $p = .21$; $\eta^2_p = 0.10$. Ces résultats indiquent que le niveau de gêne ressenti influence bien l'interaction Fluence* Réponses RK lors de la première présentation des items (quand un processus de reconstruction intervient) alors qu'il n'influence pas cet effet lorsque les items sont répétés (quand le processus de reconstruction est absent ou minimisé).

Afin d'évaluer le sens de l'interaction Gêne*Fluence*Réponses RK obtenue lors de la première présentation des items, une analyse par contraste a été réalisée sur l'effet d'interaction Fluence*Réponses RK en fonction du Niveau de gêne ressenti. Concernant les participants avec une gêne nulle, on ne trouve aucune interaction Fluence*Réponses RK, $F(1, 28) = 2,54$; $p = .12$. En revanche, on trouve des interactions Fluence*Réponses RK significatives pour les participants ayant ressenti une gêne modérée, $F(1, 28) = 5,97$; $p < .05$,

et pour les participants ayant ressenti une gêne importante, $F(1, 28) = 10,34$; $p < .01$ (cf. Figure 9).

En résumé, ces résultats indiquent que le niveau de gêne ressenti par les participants semble influencer l'effet de la fluence sur les attributions de réponses R lors de la première présentation des items. Le niveau de gêne ressenti pouvant potentiellement avoir une influence sur la mise en œuvre d'un processus de reconstruction lors de la reconnaissance, le fait que cette variable ait un effet sur l'interaction entre la fluence et les réponses RK est en accord avec la proposition selon laquelle cette interaction serait sous-tendue par la présence d'un processus de reconstruction.

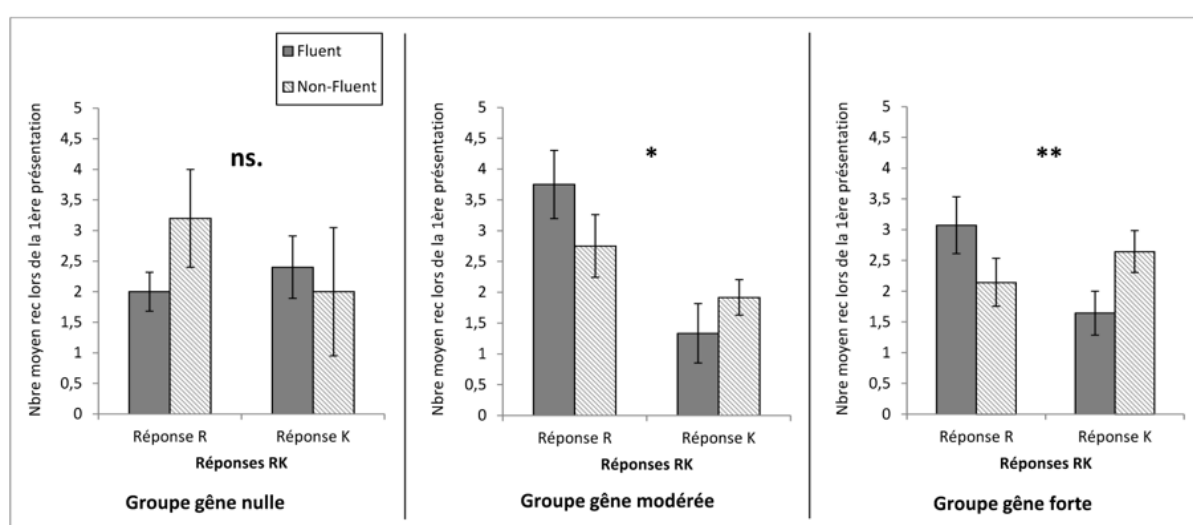


Figure 9 : nombre moyen de reconnaissances lors de la première présentation des items en fonction de la réponse Remember-Know (RK), de la fluence des items (fluent vs. non fluent), et de la gêne ressentie face au changement d'environnement (groupe gêne nulle, groupe gêne modérée, groupe gêne forte). Les barres d'erreurs représentent les erreurs types. Le niveau de significativité de l'interaction Réponses RK*Fluence pour chaque condition de gêne est indiqué.

E.2. Etude 4 : Effet de la fluence de mise à jour égocentrée lors d'une reconstruction partielle d'évènements

Objectif

L'étude 3 a montré que, lorsque le trajet présenté en reconnaissance se déroulait dans un environnement identique à l'apprentissage, la fluence MJE diminuait le nombre de réponses R. Cette étude vise à tester si l'ajout d'évènements à l'encodage, non présents lors de la reconnaissance (introduction de bulles en mouvement), peut induire un recours au processus de reconstruction et ainsi, potentiellement, inverser l'effet obtenu en environnement général identique. Dans ce cas, nous supposons que le processus de reconstruction va porter sur les évènements absents et que la fluence MJE pourra donner la sensation de ré-accéder plus facilement à une reconstitution totale de l'association trajet-bulles.

Méthode

Participants

Vingt-neuf étudiants en psychologie à l'Université Pierre Mendès France (17-33 ans, $m = 23,1$; $s = 4,15$, 3 hommes) ont participé à cette expérience en échange de crédits pour leurs examens.

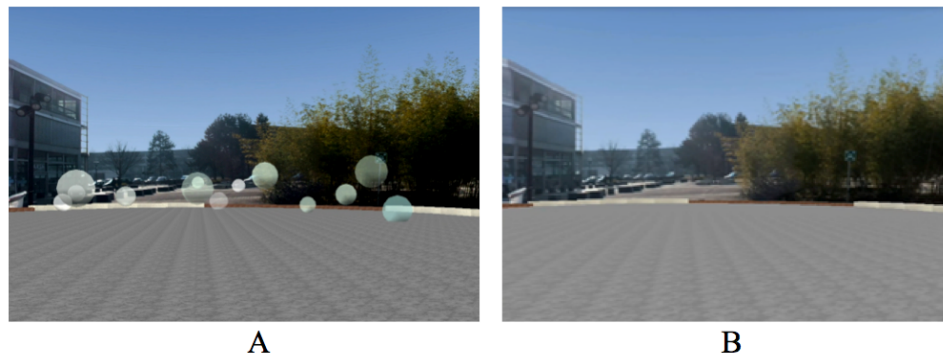


Figure 10 : introduction de bulles dans l'environnement. Exemples de points de vue lors des trajets visionnés **A.** en apprentissage et **B.** en reconnaissance.

Procédure, matériel et plan expérimental

La procédure et le plan expérimental sont identiques à ceux de l'étude 3. Des bulles de différentes couleurs ont été introduites dans l'environnement lors de l'apprentissage ; elles se déplacent aléatoirement à différentes vitesses. Lors de l'apprentissage, les participants se

déplacent parmi ces bulles (cf. Figure 10). L'apprentissage ne porte plus uniquement sur des trajets mais sur des événements complexes, composés d'un déplacement dans l'espace associé à la rencontre de différentes bulles en mouvement. Les participants sont informés dans un premier temps que les bulles et le trajet seront à reconnaître ensemble dans une seconde phase. Ils sont donc incités à porter attention et à mémoriser la présence des bulles. Au début de la phase de reconnaissance, ils sont informés que les bulles ne seront plus présentes dans les extraits de trajets à reconnaître. La phase de reconnaissance est strictement similaire à celle de l'étude 3.

Résultats

Les participants reconnaissent en moyenne 14,5 items sur les 20 appris ($s = 2,9$) et 7 items nouveaux ($s = 3.1$), $d' = 0.941$. Dans l'étude 3, la présence de la fluence MJE diminuait le nombre de reconnaissances ainsi que les réponses R, indépendamment du fait que les items aient été répétés ou non. Dans cette expérience-ci, la fluence n'a pas d'effet principal ($F < 1$) et n'interagit avec aucun facteur ($F < 1$) (cf. Figure 11A).

Dans un but exploratoire et afin de mieux comprendre la distinction entre les études 3 et 4 (sachant que les phases test de ces deux expériences sont similaires), nous avons conduit une ANOVA portant sur les variables intra-sujet Statut de l'item*Fluence*Réponse RK*Répétition en utilisant le facteur « Etude » en inter-sujet. La seule différence entre ces deux études est la présence supplémentaire de bulles lors de l'encodage du trajet dans l'étude 4 et par conséquent, la possible reconstruction de ces bulles lors de la reconnaissance des trajets.

L'effet principal de l'étude n'est pas significatif ($F < 1$) et n'interagit pas avec le statut de l'item ou les réponses RK ($F < 1$). Les interactions Etude*Fluence, $F(1, 59) = 4,38$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.07$ et Etude*Fluence*RK, $F(1, 59) = 5,07$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.08$ sont significatives (cf. Figure 11B). À l'inverse, l'interaction Statut de l'item*Fluence*Réponse RK*Etude n'est pas significative, $F(1, 59) = 2,55$; $p = .11$; $\eta^2_p = 0.04$. La décomposition de l'interaction Etude*Fluence*RK a d'abord vérifié si ces deux expériences différaient sur les attributions de réponses R ou K. On trouve un effet d'interaction Etude*Fluence significatif sur les réponses R, $F(1, 59) = 6,41$; $p < .05$ mais pas sur les réponses K ($F < 1$). Les contrastes comparant le nombre de réponses R entre les deux expériences indiquent que les réponses R sur les items fluents sont significativement plus importantes dans l'étude 4 (avec bulles) que dans l'étude 3 (sans bulles), $F(1, 59) = 5,98$; $p < .05$ alors qu'il n'y a pas de différences entre ces deux études sur les items non fluents ($F < 1$).

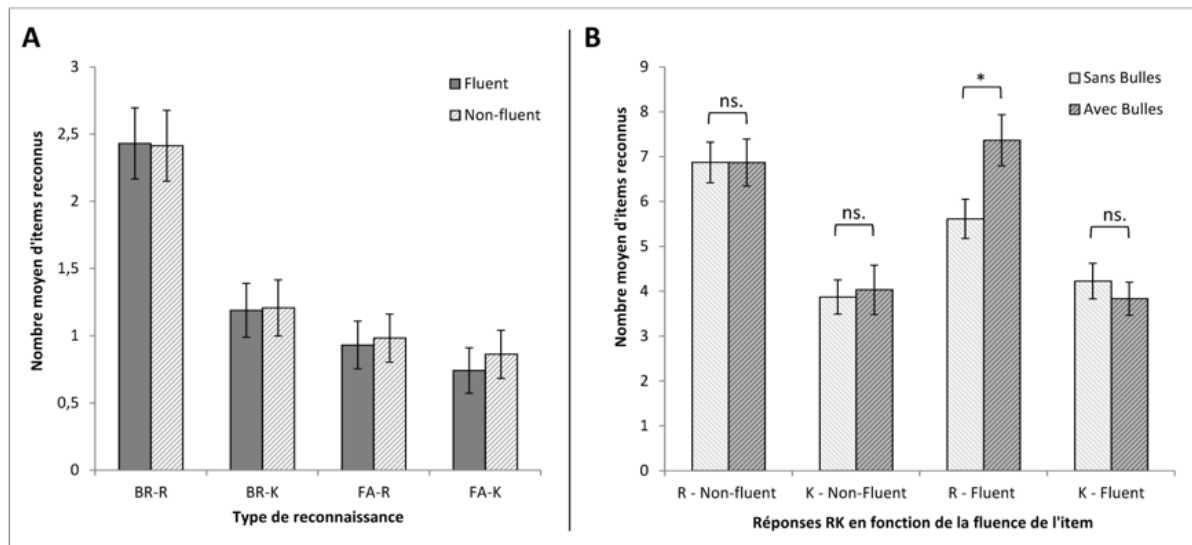




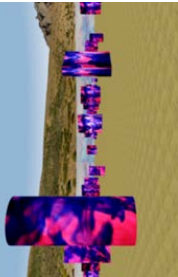
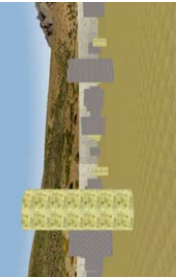

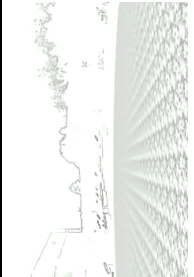




Figure 11 : A. Nombre moyen d'items reconnus dans l'étude 3, en fonction du type de réponse et de conscience associée (BR-R : bonne réponse et réponse R, BR-K : bonne réponse et réponse K, FA-R : fausse alarme et réponse R, FA-K : fausse alarme et réponse K), et de la présence d'une accélération (effet de la fluence). B. Nombre moyen d'items reconnus en fonction du type de conscience associée (RK), de la présence d'une accélération (Fluent/Non-fluent), et de l'étude (étude 3 : sans bulles, étude 4 : avec bulles)

Discussion

L'objectif de cette étude était d'induire un processus de reconstruction via la seule présence de bulles à l'apprentissage et ainsi, d'inverser l'effet trouvé en environnement identique. On ne trouve aucun effet de la fluence MJE dans cette étude : l'effet en environnement identique n'a donc pas été inversé. On peut cependant noter que la comparaison avec les résultats de l'étude 3 montre que la présence d'événements lors de l'encodage (bulles en mouvement) entraîne une augmentation des réponses R lors de la phase test et ce, uniquement sur les items fluents. La seule différence entre ces deux études étant la présence d'événements lors de l'encodage, on peut supposer que la fluence MJE dans l'étude 4 a pu influencer une partie seulement des attributions de réponses R en biaisant la reconstruction des événements présents à l'encodage. En effet, plusieurs participants interrogés sur leur stratégie ont indiqué ne pas avoir prêté attention aux bulles lors de l'encodage ou avoir prêté attention aux bulles seulement sur certains événements caractéristiques (par exemple lorsque deux bulles se croisent). Le recours au processus de reconstruction ne semble donc pas avoir été induit d'une manière systématique et satisfaisante par la manipulation expérimentale (i.e., présence de bulles en mouvement). Il est donc

possible que, dans cette étude, le processus de reconstruction n'étant pas systématique, l'interprétation de la fluence comme source de réponses R ait varié. Cela a pu entraîner une hausse des réponses R uniquement sur certains essais, hausse trop faible pour générer un effet significatif lors de la comparaison avec les items non fluents. De fait, étant donné que nous ne pouvons pas distinguer, dans cette étude, une absence d'effet de la sommation de deux effets opposés (un effet positif de la fluence lors d'une reconstruction et négatif de la fluence en l'absence de reconstruction), il n'est pas possible de conclure sur l'effet de la présence des bulles. De plus, l'utilisation de bulles pour créer des événements n'était certainement pas optimale, les bulles survenant de façon aléatoire et étant trop peu saillantes. L'utilisation d'évènements plus saillants, signifiants sémantiquement, plus stables et moins nombreux à l'encodage pourrait être une manipulation plus pertinente pour tenter d'induire une reconstruction en récupération et tenter inverser l'effet de la fluence MJE en environnement identique.

Tableau 1 : **Tableau synthétique des études de l'axe 1**

Etudes	Environnement utilisé à l'encodage	Environnement utilisé en test	Situation de reconstruction	Effet observé de la fluence MJE
Etude. 1			<ul style="list-style-type: none">- Reconstruction forte des items-cibles- Changement de nature des éléments de l'environnement	<ul style="list-style-type: none">- Augmentation des réponses R associées aux bonnes reconnaissances- Pas d'effet sur le nombre de reconnaissances
Etude. 2 Env. A			<ul style="list-style-type: none">- Reconstruction faible des item-cibles- Changement de texture des éléments proximaux et maintien des repères distants	<ul style="list-style-type: none">- 1^{ère} présentation : augmentation des réponses R- 2^{ème} présentation : diminution des réponses R- Pas d'effet sur le nombre de reconnaissances
Etude. 2 Env. B			<ul style="list-style-type: none">- Reconstruction faible des items-cibles- Changement de texture des repères distaux	<ul style="list-style-type: none">- 1^{ère} présentation : augmentation des réponses R- 2^{ème} présentation : diminution des réponses R- Pas d'effet sur le nombre de reconnaissances
Etude. 3			<ul style="list-style-type: none">- Pas de reconstruction des items-cibles- Environnements identiques	<ul style="list-style-type: none">- Diminution des réponses R associées aux bonnes reconnaissances- Diminution du nombre de reconnaissances
Etude. 4			<ul style="list-style-type: none">- Reconstruction des événements- Environnements identiques, induction à la reconstruction des bulles	<ul style="list-style-type: none">- Aucun effet de la fluence- Augmentation des réponses R sur les items fluents par rapport à l'étude 3.

AXE 2. La mise à jour égocentrée : un processus
automatique impliqué dans la mémoire épisodique

Chapitre 4. La mise à jour égocentrée : fonctionnement, lien à la mémoire épisodique et enjeux des dispositifs expérimentaux

Préambule

Le modèle de Gomez et collaborateurs attribue un rôle phare à la mise à jour égocentrée dans la mémoire épisodique. Pourtant, il décrit très peu son fonctionnement. L'objectif de ce chapitre est donc d'étudier comment fonctionne la mise à jour égocentrée et quelles sont les modalités fonctionnelles du lien qu'elle entretient avec la mémoire épisodique.

Comprendre le fonctionnement de la mise à jour égocentrée nécessite d'étudier comment fonctionne la localisation de soi et le déplacement au niveau cognitif et cérébral. Ces traitements spatiaux ont été largement étudiés via l'observation électro-physiologique du cerveau de rats se déplaçant dans des tâches de navigation. Ces études ont mis en évidence des neurones possédant des propriétés spatiales spécifiques. L'observation de ces neurones lors d'un déplacement a permis de proposer des modélisations cérébrales de la localisation de soi et de son actualisation. Ces dernières précisent le rôle de l'hippocampe et des cellules de lieu qui ne sont plus assimilées uniquement aux cartes cognitives. De même, l'observation de phénomènes cérébraux similaires en présence et en l'absence de déplacement a permis de proposer des mécanismes pour le rappel de trajet. Des modèles récents (Hasselmo, 2012; Buzaki & Moser, 2013) s'en sont inspirés afin de concevoir une vue originale de la mémoire épisodique en tant que rappel d'une trajectoire spatio-temporelle. Nous verrons que les mécanismes proposés par ces modèles pourraient s'avérer plus pertinents pour le modèle de Gomez et collaborateurs que ceux envisagés dans sa formulation initiale avec le modèle BBB (Byrne, Burgess, & Becker, 2007).

Ces modèles et ces études étant basés sur le modèle animal, on peut se demander si les prédictions avancées par ceux-ci peuvent s'appliquer à l'homme. Une prédiction forte émise par ces modèles, mais également par celui de Gomez et collaborateurs, est le rôle premier des informations idiothétiques dans la cognition spatiale et dans la mémoire épisodique. Dans ce cadre, nous verrons notamment que la mise à jour égocentrée présente un caractère à la fois automatique et irrépessible lorsqu'elle s'effectue en présence d'informations idiothétiques

complètes. De même, la récupération d'informations spatiales pourrait être influencée par la présence d'une mise à jour égocentrée. Enfin, l'étude du lien entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique lors de la récupération d'informations non spatiales met en évidence la nécessité de distinguer le processus de mise à jour égocentrée effectué lors d'un déplacement, du processus de mise à jour égocentrée simulé.

A. Mécanismes neuronaux de la navigation et de la localisation de soi dans l'espace

A.1. Eléments de physiologie cellulaire sur le complexe hippocampo-entorhinal

Il fait consensus que le complexe hippocampo-entorhinal est impliqué dans la cognition spatiale mais également dans la mémoire déclarative (Squire, 1992) qui inclut la mémoire épisodique et la mémoire sémantique (Tulving, 1985). De nombreuses études, menées essentiellement chez le rat, ont permis de préciser le fonctionnement cellulaire de ce complexe cérébral. Ces travaux ont mis en évidence des cellules aux propriétés spécifiques ainsi que des phénomènes pouvant régir leur activité. Cette partie va être consacrée à la description de ces différents mécanismes cellulaires puisque la grande majorité des théories modélisant le processus de mise à jour égocentrée, ainsi que le lien entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique, fait appel aux propriétés et au fonctionnement des cellules du complexe hippocampo-entorhinal.

Le complexe hippocampo-entorhinal comprend l'hippocampe et le cortex entorhinal ; il se situe dans le lobe temporal médian. La structure de l'hippocampe est habituellement divisée en trois sous-structures : la corne d'Ammon (composée notamment des champs cellulaires CA1 et CA3), le gyrus dentelé et le subiculum. Le cortex entorhinal sert de porte d'entrée et de sortie principale aux informations traitées dans l'hippocampe, en provenance ou à destination du néocortex. En termes de circuit, les axones du cortex entorhinal constituent la voie d'entrée des informations dans l'hippocampe. Ces informations sont massivement envoyées ensuite dans le gyrus dentelé, puis dans CA3, et enfin dans CA1, avant d'être renvoyées au cortex entorhinal (cf. Figure 12). En parallèle de ce circuit, d'autres connexions directes existent entre le cortex entorhinal et les zones CA3 et CA1.

Quatre types de cellules ont été découvertes dans le complexe hippocampo-entorhinal : les cellules de lieu, les cellules grilles, les cellules de direction de la tête et les cellules de frontière (pour une revue, voir par exemple Barry & Burgess, 2014; Marozzi & Jeffery, 2012). Ces quatre types de neurones ont une activité qui serait liée à la localisation et à

l'orientation spatiale dans l'environnement. L'étude de l'activité de ces neurones chez des rats en déplacement a spécifié le traitement cérébral des informations spatiales, permettant ainsi de proposer des modèles explicatifs du fonctionnement de la mémoire spatiale et de la navigation. Nous allons donc voir succinctement ces quatre types de cellules et leur fonctionnement afin de pouvoir aborder les modèles neuronaux de la navigation et de la localisation de soi dans l'espace qui reposent sur les propriétés de ces cellules.

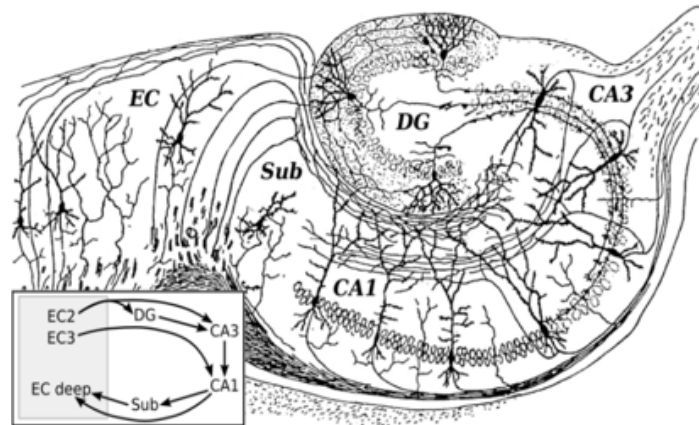


Figure 12 : circuit simplifié du complexe hippocampo-entorhinal par Cajal, Wikipédia. DG : Gyrus dentelé, Sub : Subiculum, EC : cortex entorhinal.

Les cellules de lieu (« place cells », O'Keefe & Dostrovsky, 1971)

Ces cellules se situent dans les régions CA1 et CA3 de l'hippocampe (O'Keefe & Dostrovsky, 1971). Leur activité dépend de la localisation de l'animal dans l'environnement (cf. Figure 13A). La zone de l'environnement dans laquelle une cellule de lieu se met à décharger est appelée le champ de lieu du neurone. Dans un environnement familier, le champ de lieu de chaque cellule est maintenu, chaque cellule de lieu s'activant toujours au même endroit de l'environnement. De plus, la cartographie des cellules de lieu présente au sein d'un environnement donné se réinstalle si le rat est de nouveau exposé à cet environnement (Thompson & Best, 1990). Quand l'animal change d'environnement, une réorganisation des champs de lieu s'effectue (phénomène de remapping), chaque cellule ayant un autre champ de lieu associé pour cet environnement (Anderson & Jeffery, 2003; Bostock, Muller, & Kubie, 1991; Leutgeb, Leutgeb, Treves, Moser, & Moser, 2004). Les champs de lieu de chaque cellule sont donc spécifiques à chaque environnement, le champ de lieu dans un environnement donné ne permettant pas de prédire le champ de lieu dans un autre (O'Keefe & Conway, 1978). Certains auteurs interprètent ce phénomène de remapping comme un argument en faveur de l'encodage de représentations orthogonales dans l'hippocampe, ce qui

permettrait d'encoder les différents environnements connus tout en évitant de les confondre (Moser, Kropff, & Moser, 2008). Le diamètre du champ de lieu varie selon la position des cellules de lieu dans l'hippocampe (Wilson & McNaughton, 1993). Une gradation linéaire allant de champs de lieu petits et précis (environ 20 cm de diamètre) à des champs de lieu plus larges et grossiers (environ 10 m de diamètre) a été mise en évidence le long de l'axe dorso-ventral de l'hippocampe (Jung, Wiener, & McNaughton, 1994; Strange, Witter, Lein, & Moser, 2014).

Chaque cellule de lieu représentant la position d'un individu dans l'environnement, la modélisation des mécanismes permettant de localiser sa position dans un espace donné doit donc essentiellement spécifier comment les champs de lieu des cellules de lieu sont mis en place. Il s'agit notamment de comprendre quels rôles jouent les informations de mouvement et les points de repère environnementaux dans l'établissement et l'activation des champs de lieu.

Les cellules grilles (« grid cells », Fyhn, Molden, Witter, Moser, & Moser, 2004).

Les cellules grilles se situent principalement dans le cortex entorhinal. Leur configuration d'activation est stable au sein d'un environnement d'une manière similaire à celui des cellules de lieu (Hafting, Fyhn, Molden, Moser, & Moser, 2005). Cette configuration est caractérisée par des activations multiples formant une grille triangulaire régulière et périodique couvrant l'ensemble de l'environnement présent (cf. Figure 13B). La taille (i.e., espacement entre les lieux d'activité) et l'orientation de la grille varient d'une cellule grille à une autre. Les tailles des grilles augmentent linéairement en fonction de la localisation des neurones le long de l'axe dorso-ventral du cortex entorhinal (Brun et al., 2008; Hafting, Fyhn, Molden, Moser, & Moser, 2005). De plus, la taille et l'orientation de chaque grille sont conservées quel que soit l'environnement visité et sont indépendantes des caractéristiques physiques de l'environnement dans lequel se trouve le rat (Moser, Kropff, & Moser, 2008).

La configuration régulière de ces grilles et le fait qu'elles couvrent l'ensemble de l'environnement a conduit à proposer que ces grilles fournissent des éléments pour l'établissement d'un système métrique. Ce système permettrait d'inférer des distances parcourues dans l'environnement et servirait ainsi de support à la navigation. De plus, l'indépendance relative des cellules grilles au changement d'environnement suggère que l'activité de ces cellules dépend essentiellement des informations idiothétiques (on sait par exemple que leur activité est modulée par la vitesse de déplacement), ce qui en ferait un substrat potentiel du mécanisme d'intégration de trajet.

Les cellules de direction de la tête (« head direction cells », Taube, 1998).

Les cellules de direction de la tête se situent dans le cortex entorhinal (Sargolini et al., 2006) et dans le pré-subiculum (Ranck, 1985), ainsi que dans d'autres structures cérébrales du circuit de Papez telles que le thalamus (Taube, 1995) et les corps mamillaires (Stackman & Taube, 1998). L'activité de ces cellules signale l'orientation de la tête de l'animal le long de l'axe vertical (cf. Figure 13C). Chaque cellule de direction de la tête s'active pour une orientation particulière. Cette orientation de référence reste constante quel que soit l'environnement (Yoganarasimha, Yu, & Knierim, 2006). Cependant, l'axe de référence de l'orientation ne dépend pas d'une référence angulaire absolue basée sur le champ géomagnétique de la terre mais est défini localement en fonction de repères présents dans l'environnement (Chen, Lin, Barnes, & McNaughton, 1993; Taube, Muller, & Ranck, 1990b).

En indiquant l'orientation de l'axe de la tête, les cellules de direction de la tête fournissent une coordonnée en valeur absolue de la direction du déplacement dans l'environnement et également des indications de changement d'orientation lors de rotations. Par conséquent, ces cellules donneraient à l'animal un sens interne de sa direction.

Les cellules de frontière (« boundary cells », Sargolini et al., 2006).

Ces cellules sont présentes en petit nombre dans le cortex entorhinal (Solstad, Boccara, Kropff, Moser, & Moser, 2008), dans le subiculum et le pré-subiculum (Lever, Burton, Jeewajee, O'Keefe, & Burgess, 2009). Elles s'activent en fonction d'une position et d'une orientation spécifiques par rapport à un indice de frontière de l'environnement (Barry et al., 2006) (cf. Figure 13D). Ces cellules vont par exemple toujours s'activer à une faible distance d'une frontière au sud et ce, quel que soit l'environnement dans lequel le rat se trouve. Ces cellules restent cependant peu spécifiées et les modalités de leurs activations, bien que toujours relatives à des éléments externes de l'environnement, restent peu comprises et peuvent varier d'une cellule à l'autre.

Pour résumer, les modalités d'activation de ces quatre types de cellules ont conduit à attribuer à chacune d'entre elles des fonctions spatiales distinctes : les cellules de lieu coderaient la position dans l'environnement, les cellules grilles fourniraient des informations métriques de distance, les cellules de direction de la tête donneraient le sens de la direction et les cellules de frontière délimiteraient les frontières d'un environnement. L'interaction entre ces différentes informations permettrait à l'animal de naviguer efficacement dans un environnement.

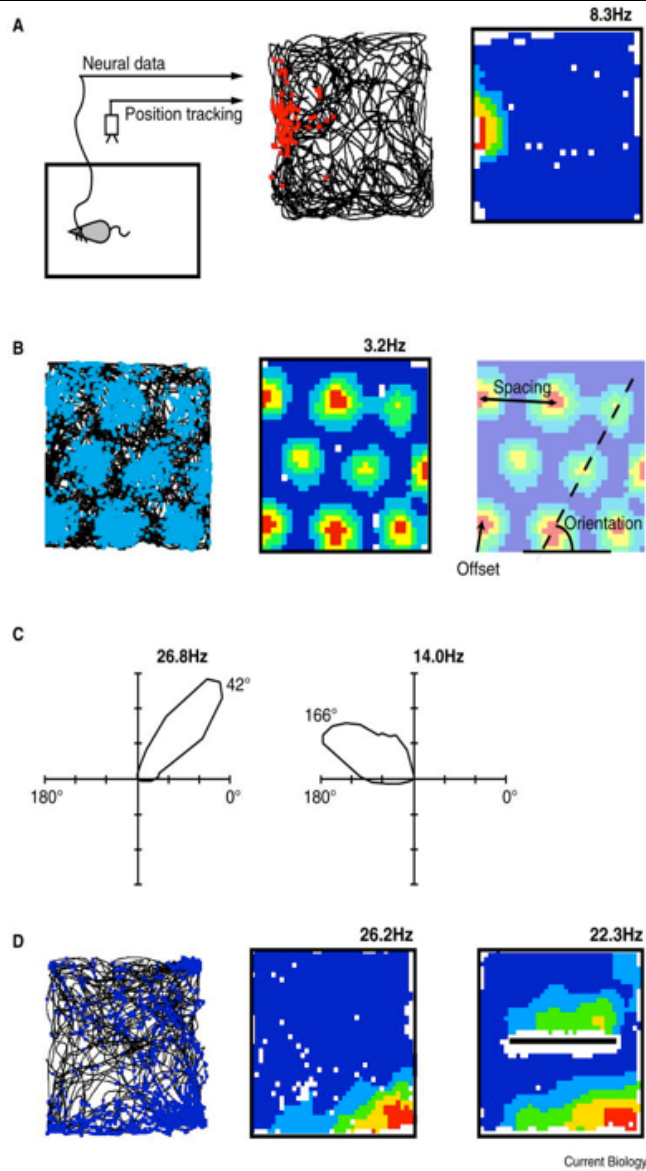


Figure 13 : extrait de Barry & Burgess (2014), p. R331. **A. Activité d'une cellule de lieu.** L'image de gauche présente le dispositif d'enregistrement de l'activité du neurone et l'environnement dans lequel le rat se déplace. L'image du milieu présente le trajet du rat dans l'environnement (ligne noire) et les pics de décharge de la cellule de lieu en fonction de l'endroit où se trouvait le rat (points rouges). La zone de droite présente une carte de chaleur de l'activité de décharge du neurone, le rouge présentant le plus haut niveau de fréquence de décharge (8,3Hz). On voit ici que cette cellule décharge spécifiquement quand l'animal se trouve dans une aire relativement restreinte sur le côté ouest de l'environnement. **B. Activité d'une cellule grille.** L'image de gauche présente le trajet du rat (ligne noire) et les moments où la cellule grille décharge (points bleus). Les images du milieu et de droite présentent une carte de chaleur de l'activité de décharge de la cellule grille. L'activité de la cellule forme une grille triangulaire couvrant l'environnement. **C. Activité de cellules de direction de la tête.** Les deux graphiques présentent l'amplitude de décharge de deux cellules en fonction de l'orientation de l'animal par rapport à l'axe horizontal de l'environnement. **D. Activité d'une cellule de frontière.** L'image de gauche présente le trajet du rat (ligne noire) et les pics de décharge du neurone (points bleus) en fonction de la localisation du rat. Les images du milieu et de droite présentent la carte de chaleur de l'activité d'un même neurone dans un environnement (image du milieu) et dans le même environnement dans lequel une barrière a été ajoutée (image de droite). La cellule décharge à proximité d'un indice de frontière situé au sud.

A.2. Fonctionnement neurophysiologique de la navigation et de la localisation de soi

Les cellules du complexe hippocampo-entorhinal feraient partie d'un réseau soutenant la cognition spatiale, et notamment l'activité de navigation dans un environnement (Barry & Burgess, 2014; Jeffery, 2007). L'activité cognitive de navigation est définie comme le processus consistant à déterminer et à maintenir un parcours ou une trajectoire d'un endroit à un autre (Gallistel, 1990), cette dernière étant orientée vers un but défini, détectable perceptivement ou non (e.g., dans le cas de trajets dans des grands environnements). Cette activité repose donc fortement sur la capacité à connaître sa localisation dans un environnement donné (connaissance intégrant des informations de position et de direction), ce qui renseigne sur le chemin à suivre par la suite et permet d'éviter de se perdre. Si la localisation de soi et la navigation dépendent de l'activité en réseau des différentes cellules du complexe hippocampo-entorhinal, alors comprendre le fonctionnement de ces deux fonctions cognitives nécessite à la fois (1) de rechercher les facteurs sous-tendant la mise en place de l'activité des différents types de cellules et (2) de spécifier le fonctionnement en réseau de ces cellules.

Le rôle complémentaire des informations allothétiques et idiothétiques

Deux grands facteurs sont habituellement avancés comme sources possibles de l'activité des cellules du complexe hippocampo-entorhinal : les informations environnementales (allothétiques) et les informations issues du déplacement de soi (idiothétiques) comprenant les mouvements angulaires et linéaires (Burgess, 2008b). Ces deux sources d'informations sont associées à deux types de stratégies de navigation dans l'espace, utilisant préférentiellement l'une ou l'autre de ces informations : la navigation allocentrée (de type carte) et la navigation égocentrée (de type route), cette dernière pouvant aussi être appelée intégration de trajet (Berthoz, 1991; Burgess, 2006, 2008b; Klatzky, 1998; O'Keefe & Nadel, 1978; Rondi-Reig et al., 2006).

La navigation allocentrée est principalement basée sur les indices allothétiques présents dans l'environnement (indices externes indépendants de la position de l'individu). Elle fournit un cadre de référence stable et statique sur l'espace en se basant sur les informations de position des éléments dans l'environnement.

La navigation égocentrée est principalement centrée sur soi ; c'est un processus dynamique qui permet de connaître sa position dans l'espace en se basant sur les connaissances de ses positions antérieures et sur l'intégration des informations sensorielles issues de son déplacement. Ce mode de navigation est surtout utilisé lors de l'exploration d'un

environnement inconnu et permet d'inférer, après plusieurs explorations, la présence d'indices allothétiques stables dans l'environnement, ce qui rend possible le basculement sur une stratégie allocentrée pour les navigations suivantes.

Ces deux systèmes de navigation fonctionnent en parallèle et peuvent travailler ensemble lors d'un déplacement dans l'environnement (Burgess, 2008b; Iglói, Zaoui, Berthoz, & Rondi-Reig, 2009; O'Keefe & Nadel, 1978). L'utilisation préférentielle de l'une des deux stratégies serait dépendante des caractéristiques de l'environnement (e.g., sa nouveauté, la présence d'éléments allothétiques stables). De même, l'utilisation privilégiée des informations allothétiques ou idiothétiques conduit à adopter des stratégies de navigation différentes. Cependant, même au sein d'un type de stratégie de navigation, ces deux types d'informations sont toujours pris en compte et sont complémentaires (Burgess, 2008b). Ainsi, lors d'une navigation égocentrée, la prise en compte d'informations visuelles sur les repères environnementaux permet d'éviter l'accumulation d'erreurs inhérente à la seule prise en compte des mouvements (Wang & Spelke, 2000). De même, la prise en compte des informations de déplacement lors d'une navigation allocentrée permet de mettre automatiquement à jour la position des objets de l'environnement par rapport à soi (i.e., le phénomène de mise à jour égocentrée, Rieser, 1989; Simons & Wang, 1998). Par conséquent, il est maintenant communément admis que les activités de navigation et de localisation de soi reposent sur la prise en compte complémentaire d'un mécanisme d'intégration de trajet (basé sur les informations idiothétiques) et des informations environnementales (repères, géométrie du lieu, indices contextuels) permettant de générer des connaissances de type allocentré sur l'environnement (Barry & Burgess, 2014; McNaughton, Battaglia, Jensen, Moser, & Moser, 2006).

Une activité en réseau sous-tendant la localisation de soi

Les modélisations de la localisation de soi dans l'environnement proposent des modèles en réseau impliquant les différents types de cellules et la prise en compte à la fois des informations allothétiques et idiothétiques. Ces modèles (e.g., Barry & Burgess, 2014; Jeffery, 2007) reposent sur une intégration multi-sensorielle au sein d'un réseau dans le complexe hippocampo-entorhinal. La localisation étant essentiellement sous-tendue par l'activité des cellules de lieu, il s'agit pour ces modèles de comprendre les soubassements de cette activité. Un exemple de modèle de localisation de soi est celui de Jeffery (2007) (cf. Figure 14). Selon ce modèle :

(1) l'activité des cellules de direction de la tête serait influencée à la fois par des indices environnementaux structurants de l'environnement (fournissant un axe de référence) et par des signaux vestibulaires et proprioceptifs indiquant des changements angulaires d'orientation. Ces cellules ne sont pas directement connectées aux cellules de lieu, l'information de direction transitant auparavant vers les cellules grilles.

(2) Les cellules grilles utiliseraient principalement les informations idiothétiques (bien que leur activité puisse également être modulée par des changements d'environnement) et seraient responsables du mécanisme d'intégration de trajet.

(3) Les informations de distance des cellules grilles et des cellules de direction de la tête transiteraient ensuite dans les cellules de lieu, pour permettre l'établissement du champ de lieu, l'activation de la cellule de lieu correspondant alors à la localisation actuelle de l'animal. Les cellules de lieu recevraient en plus des informations environnementales issues des cellules de frontière permettant de se localiser par rapport à l'environnement.

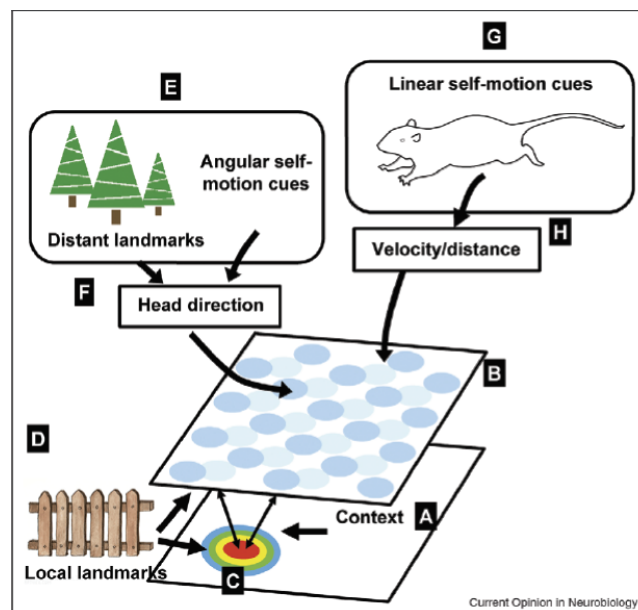


Figure 14 : extrait de Jeffery (2007), p. 689. Modèle de réseau cellulaire impliqué dans la localisation de soi dans un environnement via l'activité des cellules de lieu (C), des cellules grilles (B), et des cellules de direction de la tête (F).

Malgré des divergences sur la mise en place des configurations d'activation des différentes cellules, cette vue en réseau et le sens des interactions entre les cellules sont largement partagés. Ce type de modèle permet ainsi d'expliquer comment un champ de lieu s'active en fonction d'une position donnée dans un endroit de l'environnement. Cependant, comme nous ne sommes jamais totalement statiques dans un environnement, ces modèles doivent

également expliquer comment les activations des cellules de lieu sont actualisées au fur et à mesure d'un déplacement et des changements de position.

La prise en compte du déplacement de soi dans l'activation des cellules de lieu est un phénomène continu d'actualisation de sa position dans l'espace. Dans le cadre de ce travail de thèse, la compréhension du fonctionnement de ce mécanisme d'actualisation de la position lors d'un déplacement est cruciale puisqu'elle renvoie aux mécanismes d'intégration de trajet et de mise à jour égocentrée qui sont considérés comme primordiaux dans la mémoire épisodique par le modèle de Gomez et collaborateurs (Gomez, 2011; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012).

A.3. Mécanismes d'actualisation de sa position dans l'espace lors d'un déplacement

Un moyen d'étudier les mécanismes de la mise à jour égocentrée est d'évaluer la façon dont le mouvement influence les configurations d'activation des cellules du complexe hippocampo-entorhinal et, plus particulièrement, l'activité des cellules de lieu. En effet, un déplacement consiste à enchaîner de façon continue plusieurs positions au sein d'un environnement. Comme chaque cellule de lieu est spécifique d'un emplacement donné, il s'agit notamment de comprendre le fonctionnement et la dynamique du passage d'activité d'une cellule de lieu à une autre lors d'un déplacement. Autrement dit, on s'intéresse aux patterns séquentiels d'activation des cellules de lieu en intégrant la dimension temporelle induite par la vitesse du déplacement. Deux grandes classes de mécanismes ont été proposées pour expliquer la modulation des patterns d'activité des cellules par le mouvement⁵ : les modèles d'attracteurs continus et les modèles d'interférence oscillatoire.

Les modèles d'attracteurs continus (e.g., Conklin & Eliasmith, 2005; Fuhs & Touretzky, 2006; Knierim, Kudrimoti, & McNaughton, 1995; Redish, Elga, & Touretzky, 1996; Samsonovich & McNaughton, 1997; Zhang, 1996) proposent que les cellules d'un même type soient organisées d'une manière déterminée permettant le passage d'activité d'une cellule à une autre sur la base des connexions excitatrices/inhibitrices qui les relie. Par exemple pour les cellules de direction de la tête, des connexions excitatrices fortes existeraient entre les cellules partageant des configurations d'activation liées à des orientations relativement similaires. Face à des signaux sensoriels indiquant un changement d'orientation, cette organisation permettrait un passage graduel d'activité d'une cellule de direction de la tête à

⁵Ces modèles ne portent pas nécessairement sur les cellules de lieu ; ils portent également sur le changement d'activité entre les cellules grilles ou entre les cellules de direction de la tête lors de changements d'orientation.

une autre grâce à ces connexions excitatrices. Si ces modèles d'attracteurs continus décrivent assez bien le fonctionnement des cellules de direction de la tête et des cellules grilles, la modulation des cellules de lieu par le mouvement est beaucoup moins compatible avec des mécanismes de ce type.

Les modèles d'interférence oscillatoire (Burgess, 2008a; Burgess, Barry, & O'Keefe, 2007; Hasselmo, Giocomo, & Zilli, 2007; O'Keefe & Recce, 1993, pour une revue, voir Burgess & O'Keefe, 2011) se basent sur l'étude du rythme thêta observé dans l'hippocampe lorsque le rat est en déplacement. Dans ce cadre, les études montrent que l'activité électrique individuelle des cellules de lieu est influencée par un rythme neuronal émergeant de l'activité coordonnée d'un grand nombre de cellules du complexe hippocampo-entorhinal (Buzsáki, 2002). Ce rythme neuronal particulier est appelé rythme thêta pour sa fréquence d'oscillation, entre 4 et 10 Hz (Vanderwolf, 1969). Le rythme thêta est fréquemment impliqué dans la navigation mais également dans la mémoire. L'étude de ce rythme est cruciale pour la mémoire spatiale et la mémoire épisodique puisqu'elle a permis de mettre en lumière des phénomènes à même de sous-tendre l'encodage de séquences dynamiques d'événements spatiaux.

Le rythme thêta et le phénomène de précession de phase

Le rythme se met en place généralement lors d'une activité motrice de déplacement du rat dans l'environnement (e.g., marcher, courir, nager), mais également lors de moments d'attention soutenue ou d'état d'alerte (Marozzi & Jeffery, 2012). Sa fréquence, comprise entre 4 et 10 Hz, est modulée notamment par la vitesse du déplacement (la fréquence augmente quand la vitesse augmente, McFarland, Teitelbaum, & Hedges, 1975; Stawinska & Kasicki, 1998).

On sait que la fréquence du rythme thêta module l'activité des cellules de lieu du rat via un phénomène appelé *précession de phase* (O'Keefe & Recce, 1993; Skaggs, McNaughton, Wilson, & Barnes, 1996). Ce phénomène s'observe lors du déplacement d'un rat sur un trajet linéaire (e.g., dans un couloir). Les cellules de lieu, quand le rat entre dans la zone spatiale correspondant au champ de lieu, se mettent à décharger sur une fréquence relativement similaire au rythme thêta, mais un peu plus élevée. Par conséquent, au fur et à mesure que le rat traverse le champ de lieu d'une cellule, les décharges de la cellule de lieu sont de plus en plus en avance sur le cycle oscillatoire du rythme thêta. Le cycle d'activation de chaque cellule de lieu qui se met à décharger se trouve ainsi en déphasage progressif avec le rythme thêta (cf. Figure 15A). La vitesse de déplacement module la fréquence du rythme thêta et donc également la fréquence de décharge des cellules de lieu. Le phénomène de précession de

phase, avec le même enchaînement d'activations des même cellules de lieu, s'effectue ainsi d'une manière accélérée si le rat court et plus lentement s'il marche.

La prise en compte du rythme thêta, associée à l'agencement des différentes activations des cellules de lieu, permet de rendre compte du déroulement temporel et spatial du déplacement (dont les informations de vitesse et de distance de la trajectoire). Ce mécanisme pourrait être responsable du maintien des informations de déplacement du rat, c'est-à-dire pourrait représenter le fonctionnement du processus d'intégration de trajet, permettant de connaître la trajectoire venant d'être réalisée (Buzsáki, 2005; Moser, Kropff, & Moser, 2008). De plus, cette association pourrait être responsable de la mémorisation de trajectoires dans un environnement, puis de leur récupération.

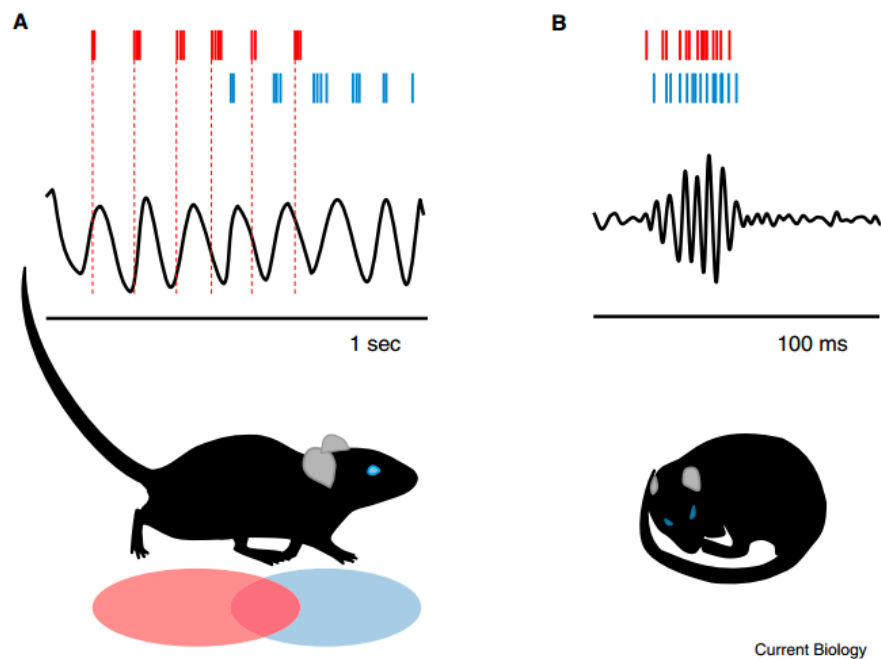


Figure 15 : extrait de Marozzi & Jeffery (2012), p.R939. A) Le phénomène de précession de phase. Un rat est en train de se déplacer sur une ligne droite couverte par deux champs de lieu, respectivement en rouge et en bleu. Les pics de décharge des deux cellules de lieu correspondantes sont représentés en haut de la figure par les lignes verticales rouges et bleues. L'activité encéphalographique montrant le rythme thêta dans l'hippocampe est représentée juste en dessous par la ligne noire. Le phénomène de précession de phase est observable sur les lignes verticales composées de tirets rouges. Chaque moment de décharge d'une même cellule de lieu est de plus en plus en avance sur un cycle d'oscillation du rythme thêta. B) Évènement replay. Le rat dort. L'activité encéphalographique de l'hippocampe, symbolisée par la ligne noire, montre l'augmentation spontanée et rapide de l'activité rythmique neuronale associée à l'activité d'une séquence de cellules de lieu. Cette séquence d'activations est similaire à celle ayant été réalisée lors du déplacement en A) mais sur un temps condensé.

Les événements replay : la visualisation cérébrale d'un rappel de trajectoire

A l'appui du rôle du rythme thêta et du phénomène de précession de phase dans la mémorisation des trajets, des événements cérébraux appelés *événements replay* ont été observés chez des rat endormis ou éveillés en état de repos (Davidson, Kloosterman, & Wilson, 2009; Foster & Wilson, 2006; Kudrimoti, Barnes, & McNaughton, 1999; Lee & Wilson, 2002; Nádasdy, Hirase, Czurko, Csicsvari, & Bu Buzsáki, 1999; O'Neill, Senior, & Csicsvari, 2006; Skaggs & McNaughton, 1996; Sutherland & McNaughton, 2000; Wilson & McNaughton, 1994). Les événements replay sont caractérisés par l'activité spontanée dans l'hippocampe d'oscillations électriques à très haute fréquence sur une courte période, associée à l'activation séquentielle de cellules de lieu (cf. Figure 15B). Le pattern de la séquence d'activations des cellules de lieu reproduit en condensé le pattern d'activation effectué sur une trajectoire réalisée auparavant dans la journée.

Il est proposé que les événements replay soient impliqués dans la mémorisation, la consolidation et la récupération en mémoire des trajectoires effectuées (Carr, Jadhav, & Frank, 2011; Gupta, van der Meer, Touretzky, & Redish, 2010; O'Neill, Pleydell-Bouverie, Dupret, & Csicsvari, 2010). Le déroulé des séquences d'activations des événements replay peut s'effectuer dans le même ordre (notamment durant le sommeil du rat) (e.g., Wilson & McNaughton, 1994) ou dans l'ordre inverse par rapport à la séquence d'activation réalisée auparavant (notamment lorsque le rat est éveillé, peu de temps après la réalisation de la trajectoire) (e.g., Foster & Wilson, 2006; O'Neill, Senior, & Csicsvari, 2006).

Des événements appelés *événements preplay* ont également été observés chez le rat. Il s'agit de l'activation spontanée d'une séquence de cellules de lieu lors de périodes d'éveil dites de repos, sans que la trajectoire représentée par ces séquences d'activations ait déjà été réalisée. Ce type d'événement a notamment été observé lorsque le rat se trouve à un croisement dans un labyrinthe (Ferbinteanu & Shapiro, 2003; Johnson & Redish, 2007). Cela a conduit à envisager que les événements preplay soient impliqués dans la planification de trajectoires, la prédiction et l'apprentissage en favorisant l'encodage des événements à venir.

La découverte des événements replay a conduit à proposer que la mémorisation d'un trajet repose sur la mémorisation des séquences d'activations des cellules de lieu en association avec le rythme thêta. Cela permettrait ainsi de mémoriser les composantes spatiales et temporelles du déplacement afin de pouvoir le rejouer ultérieurement, mais également de réutiliser des morceaux de ce déplacement à des fins de planification comme cela semble être le cas dans les événements preplay. Par conséquent, l'association rythme thêta-cellules de lieu

permettrait de récupérer des trajectoires réalisées, cette récupération pouvant être flexible et donner lieu à des recombinaisons (Gupta, van der Meer, Touretzky, & Redish, 2010). On voit donc que le mouvement de soi joue un rôle central puisqu'il fournit un mécanisme permettant la mémorisation d'une composante spatio-temporelle d'un événement vécu, ici un déplacement.

La présence de mécanismes pouvant servir à la mémorisation de trajectoires a conduit plusieurs auteurs à reconsidérer le fonctionnement de la mémoire épisodique en insistant sur sa dimension de voyage spatio-temporel et en mettant l'accent sur la dynamique temporelle des événements revécus (Buzsáki & Moser, 2013; Hasselmo, 2012; Whishaw & Wallace, 2003). En effet, la grande majorité des théories de la mémoire épisodique envisage la récupération en tant que reviviscence d'un événement statique (e.g., Burgess, Becker, King, & O'Keefe, 2001; Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998). À l'inverse, cette vue originale de la mémoire épisodique insiste sur la dynamique temporelle continue d'un épisode, tant lors de l'encodage de cet événement que lors de sa récupération. La nature de l'épisode est ainsi reconsidérée, en proposant qu'un épisode encodé en mémoire épisodique s'apparente à une trajectoire spatio-temporelle et en insistant sur la notion de voyage mental qui sous-tendrait la mémoire épisodique tel que cela avait été revu par Tulving (2001, 2002). La prise en compte du déroulé temporel des épisodes conduit ainsi à donner un rôle primordial au mouvement de soi dans la mémoire épisodique, ce qui fournirait le mécanisme nécessaire pour encoder et récupérer la spatialité et la temporalité de l'épisode. Sachant que la navigation spatiale et la mémoire épisodique sont deux fonctions cognitives sous-tendues en partie par le complexe hippocampo-entorhinal, plusieurs modèles de la mémoire épisodique vont utiliser les mécanismes neurophysiologiques dédiés à la navigation en les mettant également au service de la mémoire épisodique.

B. Modélisations neurophysiologiques du rôle du processus d'intégration de trajet dans la mémoire épisodique

B.1. Whishaw & Wallace, (2003) : L'intégration de trajet comme précurseur phylogénétique de la mémoire épisodique

Le lien causal entre mémoire épisodique et navigation spatiale a tout d'abord été théorisé par Whishaw et Wallace (2003). Parmi les deux types de navigation pouvant être utilisés (égocentrée/intégration de trajet vs. allocentrée), ces auteurs font référence uniquement au processus d'intégration de trajet qui repose sur la prise en compte prédominante des

informations idiothétiques. Ils proposent que le processus d'intégration de trajet soit un antécédent de la mémoire épisodique sur le plan phylogénétique, présent chez l'animal, et que l'intégration de trajet et la mémoire épisodique soient ainsi basés sur des mécanismes similaires. Whishaw et Wallace reprennent la définition de la mémoire épisodique, telle qu'elle est proposée par Tulving (2002) : un processus permettant de voyager temporellement dans le temps et notamment dans son propre passé. Selon ces auteurs, pouvoir voyager mentalement dans son passé est basé sur la capacité à accéder à un moment particulier de ce passé et s'oppose ainsi à la capacité à accéder au contenu commun d'un grand nombre d'événements vécus, qui relève plutôt de la sémantique personnelle et donc du système de mémoire sémantique.

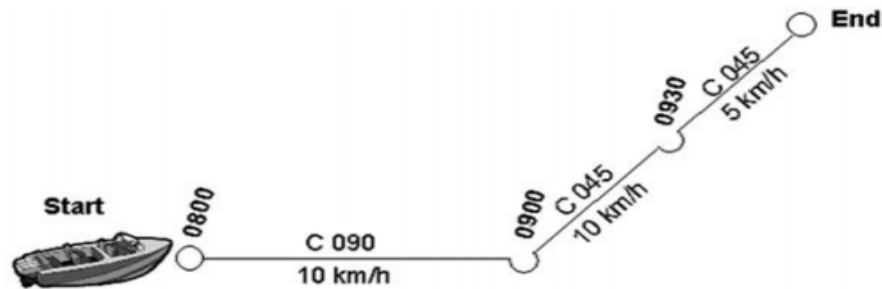


Figure 16 : extrait de Whishaw et Wallace (2003), p115. Exemple de processus d'intégration de trajet pour un bateau naviguant en pleine mer. Les informations de vitesse et de temps associées à celles de direction et de changement de direction permettent d'inférer la position d'arrivée et donc la position dans l'environnement par rapport au point de départ.

Concernant l'intégration de trajet, elle est définie par ces auteurs comme une forme particulière de navigation basée sur des indices idiothétiques. Ces indices idiothétiques peuvent être issus de systèmes sensoriels comme les systèmes proprioceptif et vestibulaire. Le flux visuel, des gradients sonores et odorants mais aussi la copie d'efférence issue des commandes motrices peuvent également être utilisés. L'intégration de trajet permet d'inférer sa position et son orientation dans l'espace en fonction de son point de départ (Etienne, 1992; Etienne & Jeffery, 2004; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980) grâce à la prise en compte des informations de vitesse, de temps et de direction issues des indices idiothétiques (cf. Figure 16). Connaître sa position d'arrivée par rapport à son point de départ permet ainsi de se situer dans l'espace et de revenir au point de départ par le même chemin (en revenant sur ses pas) ou par un chemin plus rapide. Le mécanisme d'intégration de trajet est donc un cas particulier de

navigation puisqu'il peut fonctionner indépendamment de la prise en compte des informations environnementales.

Le lien entre la mémoire épisodique et l'intégration de trajet se base sur le fait que le processus d'intégration de trajet permet également de voyager mentalement dans le temps et de revisiter des expériences passées portant sur les mouvements effectués en amont depuis le début du trajet. Par conséquent, ce mécanisme suppose la mémorisation d'informations épisodiques relatives aux différents moments et lieux du déplacement. De plus, ces informations de déplacement peuvent être utilisées d'une manière flexible et permettre de se replacer mentalement sur une position adoptée en amont durant le trajet. La mémoire épisodique et le processus d'intégration de trajet reposeraient sur l'intégrité de la structure hippocampique (Maaswinkel, Jarrard, & Whishaw, 1999). Whishaw et Wallace proposent que l'hippocampe ait évolué phylogénétiquement. Celui-ci serait originellement un organe dédié à l'intégration de signaux multi-sensoriels, permettant de les relier au soi et de contrôler le déplacement de soi dans l'espace. Il aurait évolué vers une fonction plus avancée en traitant en outre des informations sémantiques et langagières qui s'ajouteraient aux représentations de déplacements de soi, devenant donc également un substrat de la mémoire épisodique.

Bien que Whishaw et Wallace proposent un lien fort entre la mémoire épisodique et l'intégration de trajet, ils n'en spécifient pas vraiment les mécanismes. Une évolution de ce modèle se retrouve dans des modèles neurofonctionnels plus récents (Buzsáki & Moser, 2013; Hasselmo, 2012), reprenant les propriétés des cellules du complexe hippocampo-entorhinal afin de préciser le fonctionnement de ces deux fonctions. Cependant, et comme cela est déjà le cas dans l'approche de Whishaw et Wallace, ces modèles se basent essentiellement sur un modèle animal et sur des études en électrophysiologie chez le rat.

B.2. Buzsáki & Moser (2013) : Parallèle entre navigation égocentrée et mémoire épisodique

Buzsáki et Moser (2013, voir aussi Buzsáki, 2005) proposent également un parallèle entre la mémoire épisodique et l'intégration de trajet. Cependant, ils ont une vue plus étendue que Whishaw et Wallace (2003) puisqu'ils font correspondre les deux systèmes de mémoire déclarative (sémantique et épisodique) aux deux systèmes de navigation dans l'espace (allocentrée et égocentrée). Ils en proposent que la mémoire déclarative soit basée sur une évolution phylogénétique du système de navigation via une évolution du complexe hippocampo-entorhinal (cf. Figure 17). Par conséquent, la mémoire et la navigation seraient basées sur des réseaux cérébraux et des mécanismes similaires. À l'opposé de la vue classique

reliant la navigation allocentrée et la mémoire épisodique, les auteurs bousculent cette vision en faisant le parallèle entre la mémoire épisodique et la navigation égocentrée alors que la navigation allocentrée est rapprochée de la mémoire sémantique.

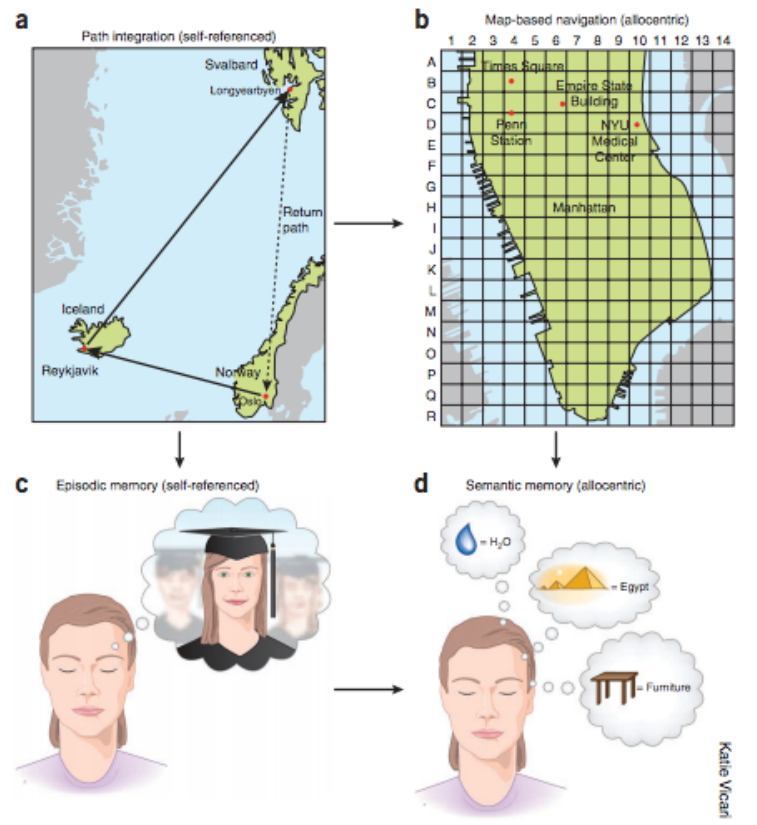


Figure 17 : extrait de Buzsaki & Moser (2013). Parallèle entre les types de navigations, allocentrée et égocentrée, et les systèmes de mémoire déclarative, sémantique et épisodique.

Pour rapprocher la mémoire sémantique de la navigation allocentrée, ils s'appuient sur l'argument suivant : ces deux processus sont indépendants d'un contexte temporel puisque, d'une part, la mémoire sémantique concerne les connaissances générales indépendamment d'un contexte d'occurrence et, d'autre part, les cartes allocentrées représentent la localisation absolue des éléments dans l'environnement indépendamment du trajet pour arriver sur cette position. De plus, les représentations sous-tendues par ces deux processus s'acquièrent progressivement avec l'expérience, pour devenir finalement indépendantes d'un contexte de rencontre (Nadel & Moscovitch, 1997, 1998; O'Keefe & Nadel, 1978). Le parallèle entre la mémoire épisodique et la navigation égocentrée repose, quant à lui, sur le fait que ces deux fonctions concernent des successions d'expériences à la première personne localisées dans l'espace et dans un temps subjectif et reliées ensemble par une continuité spatio-temporelle.

Les auteurs s'appuient ici sur la notion de « voyage » présent dans le concept de voyage mental caractérisant la mémoire épisodique (Tulving, 2002). Par conséquent, le rappel d'un souvenir équivaldrait au rappel d'une trajectoire, ces deux fonctions nécessitant l'encodage et le rappel de séquences (Jensen & Lisman, 2005). L'encodage et le rappel de trajectoires ont été largement étudiés chez le rat au niveau physiologique. Il en est de même pour l'établissement d'une cartographie des points de repère qui permet, par analogie, d'expliquer le fonctionnement du système sémantique. Par conséquent, la description des mécanismes cellulaires et physiologiques permettant d'établir des liens entre des points de repères de l'environnement et de représenter des déplacements dans un environnement (via une représentation des mouvements du corps), permet de décrire à la fois le fonctionnement des systèmes épisodique et sémantique.

Concernant l'établissement des liens allocentrés entre les points de repère d'un environnement, ceux-ci s'effectueraient via une exploration active de l'environnement (O'Keefe & Nadel, 1978), d'une manière ressemblante à la mémoire sémantique qui serait issue de la réplication d'expériences épisodiques (Nadel & Moscovitch, 1997; Trope & Liberman, 2010). La représentation des liens entre les points de repère serait ainsi inférée suite à une expérience répétée avec un environnement. Cette représentation serait sous-tendue par une définition des champs de lieu des cellules de lieu de l'hippocampe à partir des informations idiothétiques et allothétiques obtenues lors d'un déplacement.

L'encodage et le rappel de trajectoires sont eux basés sur des mécanismes permettant de déterminer la succession temporelle d'activations des différentes cellules de lieu dans l'hippocampe (Frank, Brown, & Wilson, 2000). Chaque cellule de lieu étant relative à un endroit précis dans un environnement donné (O'Keefe, 1979), la succession des différentes positions adoptées dans l'environnement lors d'un déplacement est codée via l'activation progressive des différentes cellules de lieu. Cette chaîne d'activations entre différentes cellules est régie par le phénomène de précession de phase basé sur le rythme thêta (Lisman, 1999; Lisman, Talamini, & Raffone, 2005). Ce codage d'une succession de séquences d'activations fournit ainsi un mécanisme permettant d'accéder au déroulement temporel de l'événement. De plus, il fournit également un sens subjectif du sentiment de passage du temps et un contexte temporel à l'épisode.

Cette chaîne d'activations peut être mise en place dans deux types de situations. La première a lieu lors d'une exploration active de l'environnement avec un déplacement effectif. La mise en place de la chaîne est alors régie par des signaux sensorimoteurs dérivés des points de repère externes et des informations relatives aux mouvements du corps. La seconde a lieu

en l'absence de déplacement effectif. Dans ce dernier cas, la séquence serait générée par des mécanismes internes afin de simuler mentalement le trajet (Itskov, Pastalkova, Mizuseki, Buzsáki, & Harris, 2008). Cette auto-génération d'une séquence d'activations renvoie aux événements replay présentés plus haut. Selon Buzsáki et Moser, ces événements replay seraient dus à une auto-organisation interne d'assemblées de cellules, alors désengagées des entrées sensorielles et motrices et donc de tout lien à l'environnement immédiat. Les entrées sensorielles étant indépendantes vis-à-vis des séquences auto-générées, ces séquences sont un support parfait au voyage mental, permettant de ré-effectuer un trajet dans un environnement non présent. Il a ainsi été proposé que les événements replay interviennent lors de la remémoration d'un événement vécu en permettant la re-crédation d'une suite spatio-temporelle d'événements. Bien que les mécanismes sous-tendant les événements replay restent assez peu spécifiés dans ce modèle, les auteurs envisagent un rôle crucial du rythme théta pour lier des activations des cellules de lieu, afin d'en faire des séquences temporalisées mais également pour distinguer les séquences les unes des autres (Dragoi & Buzsáki, 2006; Harris, Csicsvari, Hirase, Dragoi, & Buzsáki, 2003; Skaggs, McNaughton, Wilson, & Barnes, 1996). En effet, les séquences d'activité des cellules de lieu seraient plus ou moins compressées en fonction de la durée d'un cycle théta. Par conséquent, la régulation par le rythme théta des activations des cellules de lieu contraindrait la façon dont l'espace et la mémoire sont représentés. Ainsi, lors de l'évocation d'un trajet, le rythme théta contraindrait la temporalité des séquences d'activations des événements replay, modulant la dynamique temporelle du rappel.

Pour résumer, le modèle de Buzsáki et Moser (2013) propose que la distinction entre les systèmes de mémoire épisodique et sémantique renvoie à une distinction entre un environnement décontextualisé basé sur les relations allocentrées entre des points de repère et une trajectoire active/dynamique réalisée à la première personne dans un environnement particulier. Selon ces auteurs, une telle distinction s'appuie essentiellement sur la prise en compte ou non du mouvement de l'individu dans l'environnement. Par conséquent, ils proposent que la prise en compte du mouvement soit cruciale pour la mémoire épisodique et soit à la source de la capacité du cerveau à se rappeler des événements vécus. De plus, des séquences d'événements dynamiques étant encodées, le découpage de ces séquences permettrait via un réagencement de planifier des actions futures. Ainsi, les mécanismes neuronaux à l'œuvre lors d'une navigation dans l'espace réel seraient similaires aux mécanismes impliqués lors d'une navigation opérée dans un espace mental (i.e., navigation revécue ou imaginée). Par conséquent, Buzsáki et Moser proposent que l'encodage et le

rappel en mémoire épisodique reposent sur les mêmes mécanismes. De plus, ces mécanismes seraient directement similaires entre ceux utilisés lors d'une navigation égocentrée effective et lors de l'évocation de cette navigation.

B.3. Hasselmo (2012) : La mémoire épisodique comme trajectoire spatio-temporelle

Le modèle d'Hasselmo (2009, 2012; Hasselmo, Giocomo, Brandon, & Yoshida, 2010) stipule que les informations maintenues et récupérées en mémoire épisodique soient envisagées comme des trajectoires spatio-temporelles complexes fournissant les composantes contextuelles de lieu et de temps à l'épisode. Ces trajectoires sont considérées comme complexes car des événements (le contenu « quoi » de l'épisode) peuvent être associés à des moments spatio-temporels précis intervenus durant la trajectoire. L'évocation d'une trajectoire spatio-temporelle est toujours centrée sur un sens explicite de sa propre position dans un espace continu et de sa durée dans une temporalité également continue. Hasselmo reprend donc la définition d'un épisode en précisant que les composantes « quoi », « où » et « quand » ne sont pas statiques mais impliquent des transitions dynamiques d'un état à un autre, s'effectuant à travers l'espace et le temps. Ainsi, le rappel d'un trajet dans l'espace est bien considéré comme un souvenir puisqu'il implique plusieurs positions spatiales, orientations et vitesses de déplacement (événements) se succédant temporellement.

Hasselmo se base sur le modèle animal et la ré-expérimentation de trajets effectués par le rat pour modéliser le fonctionnement de la mémoire épisodique au niveau cellulaire, notamment en s'appuyant sur la découverte des événements replay dans l'hippocampe du rat. Son objectif est d'expliquer le fonctionnement de ces événements replay pour modéliser la mémoire épisodique, en proposant des mécanismes à même de sous-tendre l'encodage de séquences continues d'événements. Son modèle inclut donc des mécanismes au niveau cellulaire permettant (1) d'encoder et de récupérer une trajectoire spatio-temporelle continue mais également (2) d'associer un événement/une action/un item à un moment/un lieu de la trajectoire. Concernant l'encodage et la récupération de trajectoires spatio-temporelles, ce modèle différencie des états continus le long de la trajectoire (ici la localisation qui renvoie à la dimension spatiale) et des actions associées à chaque état (ici la vitesse qui renvoie à la sommation de la vitesse linéaire et de la direction du déplacement). Cette modélisation se base sur l'interaction entre le fonctionnement des cellules de direction de la tête, des cellules grilles et des cellules de lieu.

Concernant l'étape d'encodage de la trajectoire, celle-ci s'effectue lors de la réalisation effective de la trajectoire alors que l'individu est en mouvement (cf. Figure 18A). Dans ce

cas-ci, un circuit ouvert est utilisé, depuis les cellules de direction de la tête recevant les informations issues du déplacement de soi jusqu'aux cellules de lieu, qui sont l'étape finale permettant de représenter sa position actuelle dans l'espace. Plus précisément, l'activité des cellules de direction de la tête dépend des entrées sensorielles issues du mouvement de soi et plus précisément des informations de vitesse et d'orientation de la tête⁶. Cette activité permet la mise à jour des patterns d'activations des cellules grilles (pour une modélisation plus précise, voir Hasselmo, 2008) qui à leur tour vont mettre à jour les activations des cellules de lieu de l'hippocampe. Cette succession de mises à jour avec des changements de signaux issus du déplacement permet d'actualiser la position de l'individu dans l'espace, entraînant les activations successives de différentes cellules de lieu. L'activité des cellules de lieu donne ainsi une indication d'état sur la dimension spatiale (la position de l'individu à chaque instant de la trajectoire) alors que l'activité des cellules de direction de la tête fournit une information quant à l'action réalisée au cours de la trajectoire (la vitesse et la direction du déplacement à un instant de la trajectoire). Concernant les mécanismes permettant la mémorisation d'une trajectoire, Hasselmo propose que celle-ci soit due à une modification des connexions synaptiques via une augmentation du poids de connexion entre l'activité d'une cellule de lieu et d'une cellule de direction de la tête. Cette modification synaptique permettrait ainsi d'associer une position dans l'espace avec une action (ici l'action renvoie à la vitesse du déplacement).

Lors de la remémoration d'une trajectoire, aucune entrée sensorielle n'est présente. Cette remémoration est couramment visualisée dans les événements replay. Selon Hasselmo, la remémoration d'une trajectoire vient tout d'abord de la réactivation neurale d'un état, ici une position spatiale, via l'activation spontanée d'une cellule de lieu (cf. Figure 18B). Cette

⁶Hasselmo fournit également un modèle, neurophysiologique et computationnel, très précis régissant le fonctionnement des activations des différentes cellules du complexe hippocampo-entorhinal. Ce modèle inclut des mécanismes permettant l'encodage d'événements dynamiques continus basé sur le rythme θ . La présence du rythme θ est essentielle car le codage de changements sur une dimension continue (par exemple un changement de position sur l'espace de coordonnée spatiale x) s'effectue via un codage de phase. Le principe est que le taux de décharge d'un neurone et le moment où ces décharges s'effectuent soient relatifs à une ligne de base déterminée par les oscillations continues du rythme θ . Par conséquent, des changements sur une dimension continue sont codés par l'occurrence de décalages temporels (déphasages) de l'activité de décharge électrique de neurones par rapport au rythme θ . Le temps et l'espace seraient ainsi codés d'une manière continue via des déphasages continus et progressifs de l'activité de certaines cellules grilles et de cellules de direction de la tête par rapport à la ligne de base du cycle θ . Les modèles d'interférence oscillatoire montrent que la sommation subséquente de l'activité de décharge continue de ces différentes cellules (cellules déphasées ou non) modifie le fonctionnement en aval des cellules recevant ces activations. Un déphasage chez certaines cellules de direction de la tête, dû à des changements de vitesse génère donc par sommation l'activité des cellules grilles. De même, la sommation de l'activité de décharge continue d'une cellule grille par rapport au rythme θ (et son déphasage possible) entraîne des activations des cellules de lieu, générant ainsi les champs de lieu et un sens de la position dans l'espace.

activation se diffuse ensuite vers les cellules fortement connectées, ici la cellule de direction de la tête dont la connexion avec la cellule de lieu a été renforcée lors de la réalisation effective de la trajectoire. L'activité de la cellule de direction de la tête renvoyant à une vitesse particulière, cela permet d'associer la localisation reflétée par la cellule de lieu (l'état) à une orientation et une vitesse déterminée (l'action). L'activité de la cellule de direction de la tête entraîne alors la mise en marche du réseau en générant une activation des cellules grilles qui, elles-mêmes, génèrent une mise à jour de l'activité des cellules de lieu. L'activation d'une nouvelle cellule de lieu peut entraîner l'activation d'une autre cellule de direction de la tête avec qui la connexion avait été renforcée, cette dernière par répercussion contribuant de nouveau à la mise à jour de l'activité du réseau. Ces mises à jour continues via les associations mémorisées cellules de lieu—cellules de direction de la tête permettent de recréer les activations présentes lors de la trajectoire spatio-temporelle réalisée auparavant. Ce mécanisme permet ainsi de rejouer une trajectoire spatio-temporelle en l'absence d'informations sensorielles issues du déplacement de soi, en réactivant exactement le circuit qui a été utilisé lors d'un déplacement réel.

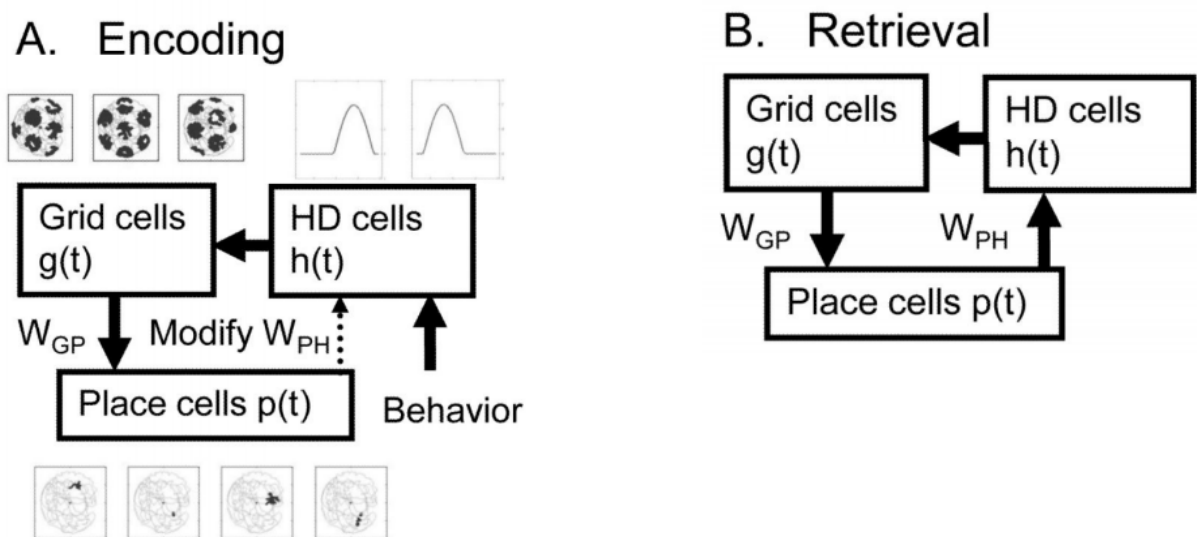


Figure 18 : extrait de Hasselmo, Giocomo, Brandon, & Yoshida (2010). Modèle d'encodage et de récupération de trajectoires spatio-temporelles. A. Lors de l'encodage, le comportement de navigation génère l'activité des cellules de direction de la tête (HD cells) qui entraîne celle des cellules grilles (Grid cells) qui, à leur tour, génère l'activité des cellules de lieu (Place cells). La mémorisation de la trajectoire s'effectue via un renforcement des connexions entre une position spatiale (représentée par l'activité des cellules de lieu) et l'action réalisée à cette position (la vitesse : la vitesse linéaire et la direction du déplacement codée par la cellule de direction de la tête). B. Lors de la récupération, l'activité d'une cellule de lieu active la cellule de direction de la tête dont la connexion avait été renforcée lors de l'encodage. L'activation de cette cellule de direction de la tête active ensuite une autre cellule de lieu correspondant à une autre localisation spatiale via l'activité des cellules grilles.

Pour résumer, ce modèle propose que les trajectoires soient encodées et récupérées sur la base d'un circuit neuronal reliant des localisations à des actions (i.e., la vitesse du déplacement), actions déclenchant ensuite la localisation suivante. Ce mécanisme permet de rejouer une trajectoire au cours de laquelle l'individu est en déplacement. Lorsque l'individu ne se déplace pas, un modèle oscillatoire d'interférence (Hasselmo, 2007, 2008) permet de coder des intervalles temporels instaurant alors une trajectoire spatio-temporelle dans laquelle la position spatiale reste constante. Dans ce dernier cas, des cellules récemment trouvées dans l'hippocampe, appelées *cellules de temps*, seraient impliquées (Kraus, Robinson II, White, Eichenbaum, & Hasselmo, 2013; Rowland & Moser, 2013). Ces cellules répondent d'une manière sélective à des instants particuliers des essais lors d'une tâche comportementale et permettent ainsi de coder l'aspect temporel de l'épisode en l'absence de déplacement. Dans ce dernier cas, le mécanisme qu'envisage Hasselmo se rapproche fortement de ce que proposent les modèles du contexte temporel (Howard, Fotedar, Datey, & Hasselmo, 2005; Howard & Kahana, 2002; Sederberg, Howard, & Kahana, 2008).

Concernant les mécanismes permettant l'association entre un instant/lieu de la trajectoire et un événement, l'activité des cellules de lieu permet d'associer l'événement avec un lieu précis et l'activité des cellules de temps permet d'associer l'événement avec un moment précis. Ces mécanismes associatifs seraient réalisés au sein de l'hippocampe via la mise en lien rapide (sur la base du phénomène de potentialisation à long terme—LTP) des différentes cellules de l'hippocampe, cellules impliquant à la fois les cellules de lieu/temps et les cellules faisant référence à l'événement encodé. Par conséquent, la récupération de l'événement vécu intervenu à un instant de la trajectoire va par la suite passer par l'activation première d'une cellule de lieu/temps qui, par un phénomène de complétion de pattern, permet de réactiver l'événement associé à cette position/ce moment. Ce mécanisme de complétion reprend l'hypothèse initiale de Marr (1971) qui proposait que l'hippocampe puisse, à partir de l'activation partielle d'un événement, réactiver l'événement entier. On retrouve également ce mécanisme dans le modèle théorique de Damasio (1989) qui envisage la mémoire comme une re-création. Ainsi, à chaque nouvelle cellule de lieu activée le long de la trajectoire peut se trouver associé un événement intervenu à cet instant qui sera alors recréé et revécu.

Cette modélisation décrit donc le rappel d'événements dynamiques se déroulant sur un temps donné via l'association à un contexte spatio-temporel continu. Cela permet par exemple de se rappeler une conversation, rappel qui nécessite de se souvenir de l'enchaînement des différents contenus abordés au fil de la conversation, associé aux différentes actions ayant été réalisées en même temps. De plus, un épisode étant souvent caractérisé par la présence de

plusieurs événements successifs, la proposition d'une trajectoire spatio-temporelle servant de support à l'encodage et au rappel d'événements fournit un mécanisme établissant une dynamique temporelle et organisant les différents événements et leurs transitions.

Pour conclure, le modèle d'Hasselmo (2009, 2012) ne propose pas de manière directe un parallèle entre l'intégration de trajet et la mémoire épisodique mais il met l'accent sur la présence d'une trajectoire spatio-temporelle comme support à l'encodage et au rappel d'événements. La modélisation de cette trajectoire et sa récupération étant basées directement sur l'influence et la mémorisation des informations relatives au déplacement de soi dans l'espace (et donc aux informations idiothétiques), ce modèle met en avant le rôle crucial du déplacement de soi dans le fonctionnement de la mémoire épisodique. Ce rôle du mouvement est particulièrement important lors de la récupération durant laquelle la réactivation des informations de vitesse (informations renvoyant à une mémorisation de l'orientation et de la vitesse du déplacement) est ce qui permet de ré-accéder à l'ensemble de la trajectoire et ainsi à la succession temporelle des événements et à leur déroulement.

B.4. Synthèse des modèles neurophysiologiques et apport du modèle de Gomez et collaborateurs

Les modèles que nous venons de présenter proposent des visions nouvelles qui s'écartent drastiquement de la conception d'une mémoire épisodique basée sur une collection d'événements statiques. L'ensemble de ces modèles considère en effet la mémoire épisodique en tant que voyage mental en mettant l'accent sur la dynamique temporelle présente dans les épisodes. Par conséquent, il est important d'envisager des mécanismes incluant cette dimension temporelle. Le parallèle avec la navigation dans l'espace permet de poser l'hypothèse selon laquelle cette composante temporelle serait introduite via la prise en compte des informations de mouvement. En effet, la temporalité générale de l'action en train d'être réalisée est différente selon la vitesse à laquelle le mouvement est effectué. Par conséquent, ce sont bien les informations de mouvement en elles-mêmes qui, selon ces modèles, vont régir l'ordonnancement et la temporalité de chaque épisode.

Ces modèles étant élaborés à partir du modèle animal, ils reconnaissent une certaine forme de mémoire épisodique aux animaux dans le cas d'un rappel de trajet (tel que cela peut être observé par exemple dans une tâche spatiale). En effet, selon leurs auteurs, la capacité du rat à faire référence à un endroit visité auparavant durant son trajet ou à rappeler un trajet ayant été réalisé auparavant, renvoie bien à la capacité caractérisant la mémoire épisodique de se

projeter en arrière à un moment donné de son passé. Dans ce cas précis, les composantes « où » et « quand » de l'épisode sont pleinement présentes en tant que retour à un endroit et à un moment donné du trajet et la composante « quoi » fait référence à l'action en train d'être réalisée, c'est-à-dire la direction et la vitesse du déplacement en train d'être revécu. Par conséquent, il est possible que le mécanisme d'intégration de trajet et la capacité à revivre un trajet soient des antécédents phylogénétiques de la mémoire épisodique, déjà présents chez l'animal. La mémoire épisodique chez l'homme serait une évolution de ce mécanisme de base. Elle utiliserait l'intégration de trajet pour encoder un contexte spatio-temporel qui servirait de support à la reviviscence de composantes « quoi » plus élaborées que le simple mouvement réalisé, par exemple des éléments langagiers ou sémantiques. Dans ce cadre, les informations idiothétiques seraient donc ce qui sert de base à l'encodage de l'épisode et à sa récupération.

En termes de distinction encodage-récupération, ces modèles s'appuient sur une similarité d'activations entre la navigation en environnement réel et la navigation dans un espace mental telle qu'elle peut être observée dans les événements replay. La grande distinction entre ces deux états est la présence ou non d'informations sensorielles idiothétiques. Lors de la navigation réelle, les informations idiothétiques présentes génèrent les activations des cellules du complexe hippocampo-entorhinal. À l'inverse, dans le cas de la reviviscence ou de l'imagination d'une navigation, les informations de déplacement sont absentes, les mêmes activations étant alors auto-générées. Si les mécanismes permettant cette auto-génération dans les modèles de Whishaw & Wallace (2003) et de Buzsáki & Moser (2013) restent peu spécifiés, Hasselmo (2012) propose que la mémorisation du lien position-vélocité du déplacement permette la reconstruction en chaîne de la séquence réalisée lors de la récupération en l'absence de mouvement. Dans ce dernier modèle, même si le réseau utilisé est similaire à la récupération et à l'encodage, une étape de mémorisation est nécessaire à l'encodage. Cette mémorisation ne doit pas s'opérer à nouveau lors de la récupération puisqu'elle est alors basée sur la re-crédation du lien mémorisé.

La mémorisation d'un lien position-vélocité permet la récupération de l'orientation du sujet à une position donnée. Des études faites chez l'homme montrent en effet que la récupération de cette orientation est cruciale en mémoire épisodique puisqu'elle pourrait permettre l'accès à l'imagerie visuelle d'acteur (Crawley & French, 2005; Libby, 2003) dont l'importance pour l'accès à un état de conscience autoconsciente était soulignée dans la section C.3. du Chapitre 1. Ainsi, et d'une manière conforme à ce que proposent Gomez et collaborateurs (Gomez, 2011; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009; Gomez, Rousset, &

Charnallet, 2012), cette mémorisation du lien position-orientation pourrait entraîner une fluence lors de l'accès au point de vue expérimenté initialement, fluence qui serait responsable de l'émergence de la conscience auto-noétique.

Les points d'accord de ces modèles avec le modèle de Gomez et collaborateurs sont nombreux. D'abord, ils donnent un rôle primordial au déplacement de soi dans l'espace tant pour la mémorisation que pour la récupération. De plus, les informations idiothétiques ont un rôle important dans l'évocation puisqu'elles contribuent à la re-crédation du contexte (le sens subjectif de sa position et de la temporalité à un moment donné de son passé) et à l'accès à une imagerie égocentrée qui est cruciale pour l'émergence de la conscience auto-noétique.

La distinction avec le modèle de Gomez et collaborateurs est que celui-ci se base sur le modèle BBB (Byrne, Becker, & Burgess, 2007) qui propose un rôle central aux représentations allocentrées dans la mémorisation d'un épisode. Pour rappel, selon le modèle BBB, les multiples perceptions égocentrées expérimentées lors de l'encodage seraient transformées en une seule représentation allocentrée stockée dans l'hippocampe. La récupération serait, quant à elle, basée sur l'activation de la représentation allocentrée, qui permettrait ensuite de reconstruire les informations égocentrées. À l'inverse, les modèles présentés ci-dessus ne donnent pas de rôle défini à la représentation allocentrée dans la mémorisation d'un épisode. L'activité des cellules de lieu renvoie ici à la position de l'individu dans l'environnement ; celle-ci peut donc reposer en partie sur des informations allocentrées mais elle reste fondamentalement égocentrée. La notion d'épisode peut alors être envisagée comme reposant uniquement sur la mémorisation et la re-crédation de points de vue égocentrés agencés temporellement.

Au vu des implications théoriques des modèles neurophysiologiques présentés ci-dessus, il semble que le modèle de Gomez et collaborateurs s'accommode davantage des mécanismes qu'ils proposent. Ainsi, l'hypothèse forte du modèle de Gomez et collaborateurs, celle d'un lien causal entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique, est également postulée dans ces modèles. De plus, une discussion de ces modèles par Gomez (2012, p. 262) remet en cause le recours à l'utilisation d'une représentation allocentrée dans la mémoire épisodique au vu de certains de leurs résultats. À notre sens, l'utilisation des mécanismes neurophysiologiques proposés par Hasselmo (2009, 2012) ou par Buzsáki et Moser (2013) pourraient donc constituer une alternative intéressante au mécanisme de transfert entre une représentation allocentrée et une représentation égocentrée postulé par le modèle BBB. En effet, ces mécanismes sont non seulement compatibles avec celui proposé par Gomez et

collaborateurs pour la mémoire épisodique, mais surtout ils s'inscrivent d'une manière plus cohérente dans la conception d'une mémoire basée sur les propriétés de mémorisation des processus, qui constitue le cœur de l'hypothèse de Gomez et collaborateurs.

Un lien fort existe entre la mémoire épisodique, la cognition spatiale et le complexe hippocampo-entorhinal. Les recherches en physiologie chez le rat ont permis de découvrir des cellules spécifiques à la cognition spatiale (cellules de lieu, cellules grilles, cellules de direction de la tête et cellules de frontière) au sein du complexe hippocampo-entorhinal. Le fonctionnement en réseau de ces cellules permet de proposer une modélisation relativement précise du fonctionnement de la localisation de soi et de la navigation au niveau cérébral. Il a ainsi été montré que **cette activité en réseau dépend à la fois de la prise en compte des informations de mouvement (idiothétiques) et des informations environnementales.**

La localisation de soi peut être modélisée via la dynamique à l'origine de l'activité d'une cellule de lieu. **La navigation, quant à elle, peut être modélisée via les dynamiques permettant les transitions dans les changements d'activité des cellules de lieu** (une navigation pouvant être vue comme l'adoption d'une succession de différentes positions de soi dans l'espace).

L'étude de la dynamique cérébrale présente lors d'une navigation a mis en évidence des événements cérébraux, les *événements replay*, qui peuvent être vus comme la remémoration d'un trajet en l'absence de tout déplacement. L'existence de ces événements montre la capacité du système à recréer les activations présentes lors d'un déplacement et permet d'envisager **la mémoire épisodique en tant que reviviscence d'une trajectoire spatio-temporelle dynamique.**

Trois modélisations neurophysiologiques de la mémoire épisodique (Buzsáki & Moser, 2013; Hasselmo, 2012; Whishaw & Wallace, 2003) ont ainsi proposé que la récupération d'événements en mémoire épisodique s'apparente à la re-crédation dynamique de trajectoires spatio-temporelles. Ces modèles font la part belle aux **informations idiothétiques comme composantes à la base de l'encodage des trajectoires en mémoire, de la re-crédation des trajectoires** et par conséquent, de la récupération des contenus associés lors d'une reviviscence épisodique. Ils se rapprochent fortement du modèle de Gomez et collaborateurs qui propose, quant à lui, un rôle majeur à la mise à jour égocentrée et donc aux informations idiothétiques dans la mémoire épisodique.

C. Indices expérimentaux du rôle des informations de déplacement dans la cognition spatiale

Les modèles neurophysiologiques présentés ci-dessus (Buzsáki & Moser, 2013; Hasselmo, 2012; Whishaw & Wallace, 2003) apportent des éléments nouveaux et cruciaux en ce qui concerne le rôle des informations idiothétiques lors d'un déplacement. Cependant, il est important de rappeler que les mécanismes neurophysiologiques qu'ils proposent sont issus d'expérimentations effectuées essentiellement chez le rat et sont difficilement transposables expérimentalement chez l'homme. Par conséquent, le rapprochement avec le modèle de Gomez et collaborateurs peut s'avérer hasardeux puisque ce dernier modélise avant tout le fonctionnement humain de la mémoire épisodique et se base uniquement sur des preuves empiriques obtenues chez l'homme.

Afin de pouvoir rapprocher ces deux types de modélisations, il s'avère nécessaire de rechercher si les preuves empiriques obtenues chez l'homme, lors de tâches de cognition spatiale, vont également dans le sens des prédictions des modèles neurophysiologiques. On peut distinguer dans ces modèles deux grandes prédictions qui peuvent être testées chez l'homme : le rôle primordial des informations idiothétiques dans l'encodage des informations en mémoire et le rapprochement entre un déplacement effectif et la simulation mentale d'un déplacement. Nous aborderons tout d'abord le rôle des informations idiothétiques dans la cognition spatiale chez l'homme. Nous décrirons plus particulièrement le rôle du déplacement dans les tâches de navigation, d'intégration de trajet et de mise à jour égocentrées réalisées chez l'homme. Le processus de mise à jour égocentrée étant crucial dans le modèle de Gomez et collaborateurs et jouant un rôle central dans la partie expérimentale de cette thèse (cf. Chapitre 5), nous nous attacherons également à décrire précisément les paradigmes expérimentaux évaluant la mise à jour égocentrée et ses caractéristiques.

On peut distinguer trois fonctions cognitives impliquées dans la cognition spatiale, dans lesquelles le rôle des informations idiothétiques est étudié : la navigation, l'intégration de trajet et la mise à jour égocentrée. Bien que ces trois fonctions se recoupent largement, les protocoles utilisés pour leur étude, les facteurs impliqués dans chacun d'eux, ainsi que les processus sous-jacents diffèrent.

- Les protocoles expérimentaux évaluant la navigation renvoient à la réalisation de trajets dans des environnements relativement grands et à l'acquisition de connaissances spatiales dans ces environnements (e.g., Maguire, Burgess, & O'Keefe, 1999; Thorndyke & Hayes-

Roth, 1982). On peut parler du domaine théorique de la navigation car ces expériences recouvrent un ensemble de processus cognitifs extrêmement large. Dans le cadre des études de navigation, le rôle des informations de mouvement est essentiellement étudié en comparant des navigations passives (basées seulement sur des informations visuelles) à des navigations actives (basées sur des informations visuelles, proprioceptives et vestibulaires).

- Le processus d'intégration de trajet réfère, quant à lui, à la seule capacité à connaître sa position par rapport à son point de départ, via la prise en compte des déplacements ayant été réalisés auparavant (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980). Ce mécanisme ne nécessite donc pas la prise en compte d'informations environnementales et se base avant tout sur les informations idiothétiques issues du déplacement de soi. Les protocoles expérimentaux évaluant ce processus testent essentiellement les facteurs modulant la capacité à revenir à son point de départ suite à un déplacement réel.
- La mise à jour égocentrée renvoie au maintien des informations de position des objets par rapport à soi lors d'un déplacement (Rieser, 1989; Wolbers, Hegarty, Büchel, & Loomis, 2008). Ce déplacement peut être lié à un déplacement de l'individu dans l'environnement ou à un déplacement de l'environnement par rapport à l'individu. L'évaluation comportementale du rôle des informations idiothétiques consiste, par exemple, à comparer les performances spatiales suite à ces deux types de déplacements.

C.1. La navigation spatiale et l'importance d'être actif lors du trajet

On définit la navigation spatiale chez l'homme comme la capacité à déterminer et maintenir une trajectoire dans un environnement vers un but défini (Gallistel, 1990; Lithfous, Dufour, & Després, 2013). Une navigation efficace implique des compétences cognitives variées (connaissances du lieu, capacité d'intégration de trajet, mémoire de travail, etc.) et permet l'extraction de connaissances spatiales extrêmement variées sur l'environnement traversé, telles que la reconnaissance de scènes et de lieux, la connaissance de l'agencement d'un environnement et des repères environnementaux, mais également des connaissances de type route (informations sur les différentes étapes du trajet) et de type carte (informations allocentrées et métriques sur l'environnement) (Wiener, Büchner, & Hölscher, 2009). L'étude de la navigation renvoie ainsi à un ensemble de phénomènes divers pouvant être impliqués lors de l'exploration de l'environnement mais également dans l'acquisition et la récupération de connaissances résultant de cette exploration. Les procédures expérimentales sur la navigation impliquent donc un grand nombre de facteurs pouvant parfois être assez complexes à distinguer.

Classiquement, la procédure expérimentale type testant la navigation se déroule dans un environnement relativement grand et complexe dans lequel le participant découvre l'environnement de manière séquentielle, au fur et à mesure du trajet. Par la suite, les participants sont interrogés sur différentes dimensions de l'environnement et du trajet effectué (connaissances souvent répertoriées en trois grand types : route, carte, points de repères (Siegel & White, 1975, voir Chrastil, 2013 pour une autre proposition de classification). Ainsi, l'étude de la navigation consiste essentiellement à étudier les facteurs permettant une meilleure appréhension de diverses informations sur l'environnement et entraînant de meilleures performances aux tests de mémoire spatiale réalisés suite au trajet.

Le rôle des informations de mouvement dans la navigation est souvent étudié en comparant des situations de navigation active et passive (Chrastil & Warren, 2012). Une navigation active consiste pour le participant à effectuer lui-même le déplacement, ce qui lui permet d'obtenir des informations sensorimotrices issues de cette activité. Une navigation passive consiste pour le participant à visionner une vidéo de trajet alors qu'il est immobile. La navigation active peut être réalisée en environnement réel, le participant se déplaçant réellement, ou en réalité virtuelle, le participant manipulant un joystick (les informations sensorimotrices sont alors issues du déplacement de la main) ou encore en marchant avec un casque de réalité virtuelle sur les yeux.

Les études comparant des situations de navigation active/passive avec une procédure de réalité virtuelle utilisant un joystick ont fourni des résultats contradictoires. Alors que certaines études révèlent un avantage lié à la navigation active (Péruch, Vercher, & Gauthier, 1995; Tan, Gergle, Scupelli, & Pausch, 2006), d'autres ne révèlent aucune différence entre ces deux situations (Christou & Bühlhoff, 1999; Gaunet, Vidal, Kemeny, & Berthoz, 2001; Wilson, Foreman, Gillett, & Stanton, 1997), voire un avantage pour la situation passive (Wilson & Péruch, 2002). L'absence d'avantage pour la condition active dans cette situation peut être liée à la nature du déplacement réalisé au joystick qui fournit des informations sensorimotrices très limitées et peu naturelles par rapport à un déplacement réel.

Afin de tester l'impact du type d'informations sensorimotrices dans la condition de navigation active, d'autres études ont comparé la navigation active dans un environnement en réalité virtuelle (notamment des conditions de déplacement avec un casque de réalité virtuelle versus avec un joystick) à la navigation active en environnement réel. Les résultats de ces études indiquent que la navigation active en environnement réel conduit à de meilleures performances que la navigation active avec un casque de réalité virtuelle, qui entraîne elle-même de meilleures performances qu'une navigation active avec un joystick (Chance,

Gaunet, Beall, & Loomis, 1998; Grant & Magee, 1998; Riecke et al., 2010; Ruddle & Lessels, 2009; Ruddle, Volkova, & Bühlhoff, 2011; David Waller & Greenauer, 2007). Enfin les études comparant une navigation passive via le visionnage d'une vidéo à une navigation active en environnement réel font également état de meilleures performances en navigation active (e.g., Sun, Chan, & Campos, 2004). Ces études démontrent un avantage de la navigation active en environnement réel, à la fois sur les connaissances de type carte et sur les connaissances de type route.

Ces résultats sont en faveur d'une implication des informations sensorimotrices issues d'un déplacement réel dans l'apprentissage d'informations spatiales lors d'une navigation. Ils sont cohérents avec les modélisations de navigation basées sur des données physiologiques obtenus chez le rat (Burgess, 2008b; Etienne & Jeffery, 2004; McNaughton, Battaglia, Jensen, Moser, & Moser, 2006; Moser, Kropff, & Moser, 2008) qui proposent que la navigation repose sur la prise en compte plutôt visuelle des informations allothétiques, en association avec la prise en compte des informations vestibulaires et proprioceptives via le processus d'intégration de trajet. La minimisation de ce processus d'intégration de trajet ou un fonctionnement moins efficient de ce processus dû à la limitation des informations sensorielles (comme c'est le cas en réalité virtuelle) pourrait ainsi être responsable d'une moins bonne appréhension de la trajectoire et de l'espace environnant.

C.2. L'intégration de trajet : le rôle complémentaire des informations proprioceptives, vestibulaires et visuelles

Le processus d'intégration de trajet est un mécanisme fondamental, présent dans la navigation et la mise à jour égocentrée, qui consiste à intégrer en continu sa position actuelle par rapport à sa position de départ (Etienne & Jeffery, 2004; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980). Le processus d'intégration de trajet implique donc la coordination des informations d'accélération et de vitesse par rapport à une position de départ, l'objectif étant de mettre à jour la position actuelle par rapport à cette position de départ (Loomis, Klatzky, Golledge, & Philbeck, 1999). Par conséquent, l'intégration de trajet repose avant tout sur les informations proprioceptives et vestibulaires issues du déplacement du corps.

L'étude isolée de ce processus s'effectue classiquement en faisant réaliser à des participants des déplacements les yeux bandés. Ceux-ci peuvent être composés de trajets linéaires (impliquant uniquement la prise en compte d'une information de distance), de rotations (impliquant uniquement la prise en compte d'un angle estimant le changement de direction) ou de trajets impliquant à la fois des déplacements linéaires et des rotations. Suite

au déplacement, l'efficacité du processus d'intégration de trajet est évaluée en demandant au participant de se rendre à un endroit. Il peut s'agir de retourner à son point de départ, de retourner à un endroit du trajet, de ré-effectuer le trajet venant d'être réalisé, etc. La tâche classiquement utilisée est la tâche de complétion de triangle (e.g., Klatzky, Loomis, Beall, Chance, & Golledge, 1998; Worsley et al., 2001) dans laquelle le participant doit retourner à son point de départ par le trajet le plus court suite à la réalisation de deux déplacements linéaires et d'une rotation (cf. Figure 19). Les erreurs de distances et les erreurs angulaires par rapport à la position finale attendue sont analysées séparément. Il a ainsi été montré que ces deux types d'erreurs sont relativement systématiques et peuvent être prédites sur la base de la longueur et du nombre de segments de trajets effectués (Wiener & Mallot, 2006).

Afin de distinguer le rôle des informations idiothétiques visuelles et des informations proprioceptives et vestibulaires sur l'efficacité du processus d'intégration de trajet, plusieurs facteurs ont été manipulés. En effet, bien que l'intégration de trajet soit définie comme la capacité à prendre en compte des informations issues du mouvement de soi (donc plutôt proprioceptives et vestibulaires) pour actualiser sa position dans l'espace, l'arrivée des technologies de réalité virtuelle a permis de questionner le rôle des informations visuelles et de leurs interactions avec les informations proprioceptives et vestibulaires dans le processus d'intégration de trajet. En effet, on peut se demander si les informations issues du flux visuel lors d'un déplacement sont suffisantes pour générer une intégration de trajet efficace, en l'absence de tout déplacement effectif. Ceci est d'autant plus important que les études sur l'intégration de trajet en neuroimagerie se basent uniquement sur ces informations visuelles (e.g., Wolbers, Wiener, Mallot, & Büchel, 2007). Plusieurs études indiquent que les informations proprioceptives et vestibulaires sont essentielles pour intégrer son trajet, les informations visuelles ayant un rôle significatif mais mineur par rapport à ses dernières (e.g., Klatzky, Loomis, Beall, Chance, & Golledge, 1998). Ainsi, les informations visuelles se combinent avec les informations proprioceptives et vestibulaires pour former une seule représentation multimodale permettant d'intégrer son déplacement dans l'espace (Tcheang, Bühlhoff, & Burgess, 2011). Ces résultats vont dans le sens des modélisations neurophysiologiques issues de données chez le rat et présentées auparavant (Burgess, 2008b; Etienne & Jeffery, 2004; McNaughton, Battaglia, Jensen, Moser, & Moser, 2006; Moser, Kropff, & Moser, 2008). Ces résultats suggèrent que l'établissement des champs de lieu se base sur des informations multimodales ; la présence de l'ensemble de ces informations permettent ainsi une meilleure intégration de trajet et donc une meilleure appréhension de sa position dans l'espace (Chen, King, Burgess, & O'Keefe, 2013).

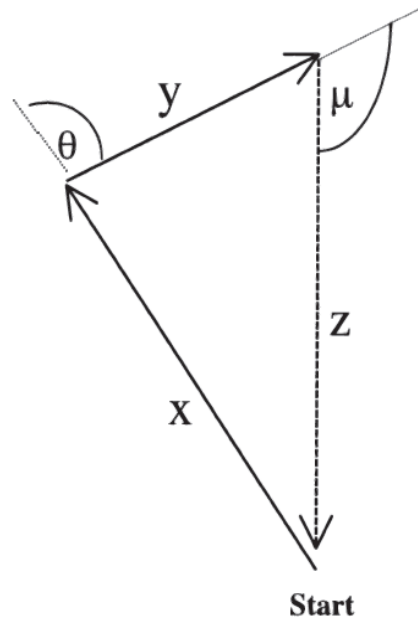


Figure 19 : extrait de Worsley et al (2001). Principe de la tâche de complétion de triangle. À partir d'un point de départ (Start), les participants sont guidés sur la réalisation effective d'un trajet composé de deux segments linéaires (les segments x et y) et d'une rotation (θ). À partir de la position d'arrivée, les participants doivent retourner au point de départ. Pour cela, ils doivent effectuer la rotation selon l'angle correct (μ) et suivre le bon segment de trajet (z).

C.3. La mise à jour égocentrée: un processus automatique et irrépensible

La mise à jour égocentrée est la capacité de mettre à jour sa relation aux objets de l'environnement lors d'un déplacement (Rieser, 1989; Wang & Spelke, 2000). Deux mécanismes distincts permettraient cette mise à jour : un système basé sur les repères environnementaux et un système d'intégration de trajet (Etienne & Jeffery, 2004; Gallistel, 1990). Le premier système repose essentiellement sur la prise en compte d'informations visuelles, lors du déplacement, pour calculer les mouvements et les changements de direction alors que le second système repose sur la prise en compte des informations idiothétiques, principalement proprioceptives et vestibulaires issues du déplacement de soi.

Une expérience testant la mise à jour égocentrée consiste typiquement à faire apprendre aux participants les positions d'un ensemble d'objets depuis un certain point de vue, puis à leur demander de re-localiser ces mêmes objets depuis un nouveau point de vue (e.g., Simons & Wang, 1998). La grande différence entre ce type de tâche et les tâches de navigation spatiale est le fait que, dans les tâches de mise à jour spatiale, les participants, lors de l'apprentissage, accèdent à l'environnement depuis un point de vue fixe ; le déplacement intervient par la suite durant le temps de rétention des informations en mémoire. À l'inverse, dans les tâches de navigation, le déplacement intervient durant l'encodage des informations

sur l'environnement, l'accès à l'environnement s'effectuant d'une manière séquentielle au cours du déplacement. De même, les expériences testant la mise à jour spatiale diffèrent des expériences testant l'intégration de trajet, notamment par une demande différente lors de la phase test. Alors que les études d'intégration de trajet interrogent sur l'adoption d'une position dans l'environnement ou sur la récupération du point de départ, les études sur la mise à jour égocentrée interrogent sur les éléments de l'environnement et le plus souvent sur la relation du participant aux éléments de l'environnement.

La mise à jour égocentrée : un moyen de supprimer l'effet d'alignement

Dans une tâche de mémoire spatiale, le fait d'adopter un nouveau point de vue et la façon dont ce nouveau point de vue est adopté sont cruciaux dans la mise en évidence du phénomène de mise à jour égocentrée. Le premier fait expérimental mettant en évidence un phénomène de mise à jour égocentrée lors d'une tâche de mémoire spatiale est la suppression de l'effet *d'alignement encodage-mémoire* (Avraamides & Kelly, 2008) lors d'un déplacement réel.

L'effet d'alignement encodage-mémoire est rapporté dans des études de reconnaissance ou de rappel en mémoire spatiale dans lesquelles les participants ont de meilleures performances de mémoire spatiale sur une scène fixe lorsqu'ils la revoient depuis le point de vue adopté à l'apprentissage plutôt que depuis un point de vue nouveau. Plus la disparité angulaire entre le point de vue appris et le point de vue nouveau augmente, plus les temps de réaction et les erreurs augmentent (e.g., Diwadkar & McNamara, 1997) (cf. Figure 20). L'interprétation généralement proposée pour rendre compte de cet effet est que les représentations allocentrées, encodées en mémoire spatiale, seraient orientées en fonction du point de vue égocentré adopté à l'apprentissage (e.g., Shelton & McNamara, 2001; Tarr, 1995 mais voir Weimin Mou & McNamara, 2002⁷) et qu'une transformation mentale serait appliquée dans le cas où le point de vue en test est nouveau, afin de l'apparier à la représentation stockée en mémoire. L'effet d'alignement encodage-mémoire met donc en avant le rôle du point de vue lors de l'apprentissage et du test (avec une facilitation des performances en mémoire spatiale quand ces points de vue sont identiques).

⁷ Dans certaines conditions expérimentales, un effet d'alignement allocentré a été mis en évidence. La représentation stockée en mémoire spatiale serait alors orientée par rapport aux axes saillants de l'environnement et non par rapport à la position égocentrée du participant.

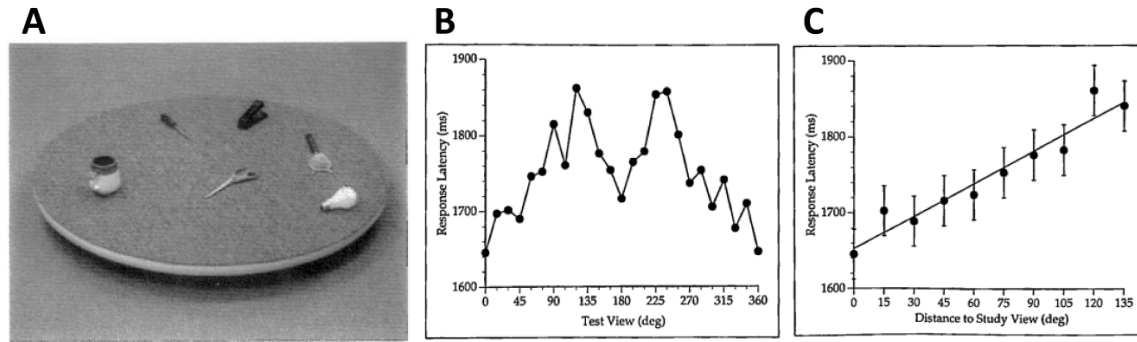


Figure 20 : extrait de Diwadkar & McNamara (1997). Illustration d'un effet d'alignement encodage-mémoire. **A.** Exemple d'environnement utilisé pour l'expérience. Les participants apprenaient les positions de six configurations d'objets différentes depuis une certaine orientation. Ils étaient ensuite interrogés sur différentes configurations d'objets et devaient indiquer s'ils les avaient apprises ou non. **B.** Temps de latence pour décider si la configuration a été vue lors de l'apprentissage en fonction de l'orientation de la configuration en test (sachant que l'orientation de la configuration apprise est considérée à 0°). **C.** Différences de temps de réponse en fonction de la distance angulaire entre la vue apprise et la vue présentée en test.

Dans le cadre de l'évaluation de la mise à jour égocentrée, une expérience principes de Simons & Wang (1998) a montré une influence du déplacement réel sur cet effet d'alignement (cf. Figure 21). Dans cette étude, les participants apprenaient depuis un certain point de vue les positions de cinq objets placés sur une plateforme. Suite à un délai, ils devaient indiquer quel objet avait changé de position. Durant l'intervalle de rétention (environ 7 s), la moitié des participants effectuait un déplacement de 47° alors que l'autre moitié ne se déplaçait pas. Pour chaque groupe, la plate-forme tournait dans la moitié des essais (la plate-forme effectuant le même déplacement que les participants dans le cas où ceux-ci se déplaçaient). Les auteurs ont créé quatre conditions : dans deux conditions, les participants voyaient un point de vue similaire au point de vue appris (dans un cas, ni la plateforme, ni les participants ne s'étaient déplacés alors que dans l'autre cas, la plateforme et les participants s'étaient déplacés) ; dans les deux autres conditions, le point de vue en test était différent (dans un cas, seuls les participants s'étaient déplacés alors que dans l'autre, seule la plateforme avait tourné). Les auteurs observent de meilleures performances lorsque le point de vue en test est identique au point de vue appris, répliquant ainsi l'effet d'alignement encodage-mémoire. Cependant, ils observent également une interaction avec le type de déplacement effectué lors du changement de point de vue (cf. Figure 21C). Les participants s'étant déplacés obtiennent des performances similaires en test lorsqu'ils sont face au point de vue appris et lorsqu'ils sont face au point de vue nouveau. À l'inverse, les participants pour

lesquels la plateforme a tourné ont de meilleures performances dans la condition point de vue identique que dans la condition point de vue nouveau.

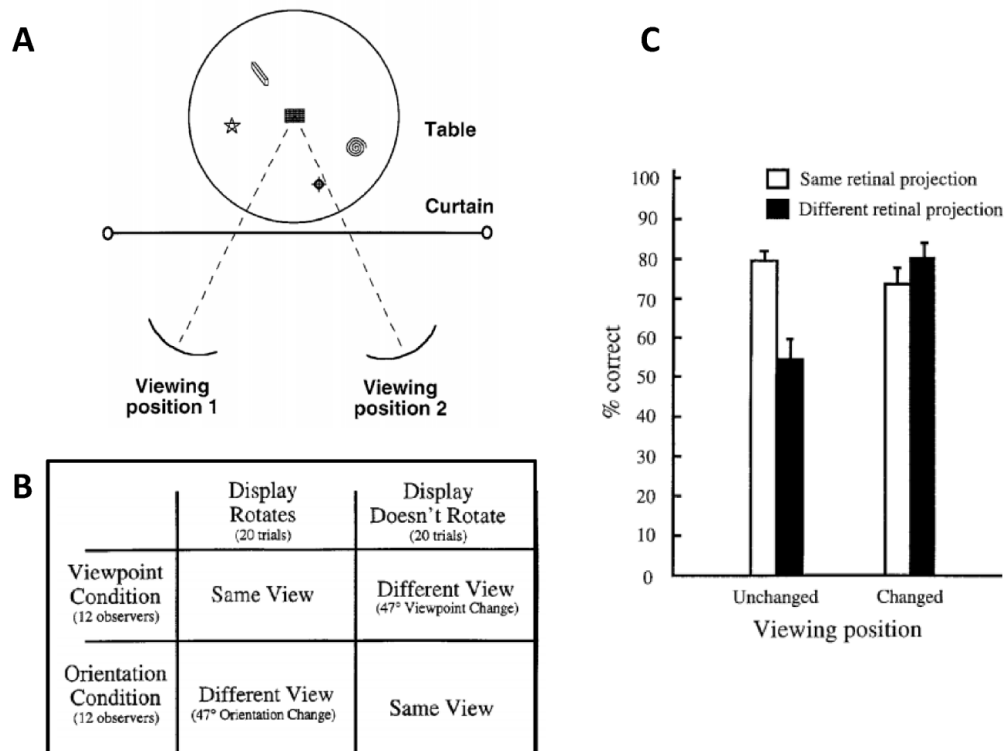


Figure 21 : extrait de Simons & Wang (1998). A) Illustration du dispositif expérimental utilisé dans l'expérience. Les participants apprennent la configuration de 5 objets depuis un point de vue. Un rideau est ensuite tiré pour cacher la configuration. Les participants peuvent alors soit se déplacer, soit ne pas bouger et la table peut soit tourner, soit ne pas bouger. Suite au délai, le rideau est tiré à nouveau et les participants doivent indiquer l'objet ayant été déplacé. B) Présentation des quatre conditions expérimentales en fonction du déplacement du participant et/ou de la table. C) Pourcentage de bonnes réponses en fonction du déplacement ou non du participant (viewing position) et de la similarité entre la vue à l'apprentissage et la vue en test.

Ces résultats indiquent que l'effet d'alignement est supprimé lorsque l'adoption d'un point de vue nouveau s'effectue via un déplacement du participant (voir aussi Banta Lavenex et al., 2011). Ils ont été répliqués en supprimant les indices environnementaux visuels lors du déplacement et également en faisant déplacer la plateforme par le participant (Wang & Simons, 1999). En revanche, la suppression des informations idiothétiques lors du déplacement (obtenue en faisant réaliser aux participants un déplacement passif sur une chaise, les yeux bandés, après à une désorientation) annule l'équivalence des performances entre point de vue identique et point de vue différent (Simons & Wang, 1998, voir aussi Waller, Montello, Richardson, & Hegarty, 2002). Ce dernier résultat suggère que les positions des objets par rapport à l'observateur sont automatiquement mises à jour lorsque l'observateur

se déplace et que les informations idiothétiques sont cruciales dans l'établissement de cette mise à jour égocentrée. La présence d'un déplacement réel dans une tâche de mémoire spatiale permettrait donc d'annuler l'effet d'alignement encodage-mémoire grâce au processus de mise à jour égocentrée, en actualisant en continu les informations spatiales sur lesquelles les participants vont être interrogés.

Les propriétés de la mise à jour égocentrée : un processus automatique, voire irrépressible, lors d'un déplacement réel

L'annulation de l'effet d'alignement encodage-mémoire met en évidence le phénomène de mise à jour égocentrée. La nature et les propriétés de cette mise à jour lors d'un déplacement sont, quant à elles, évaluées en manipulant différents facteurs tels que l'amplitude du déplacement effectué et le type de déplacement effectué (réel ou imaginé). L'étude princeps de Rieser (1989) a évalué les caractéristiques de la mise à jour égocentrée. Dans cette étude, les participants étaient au centre d'une configuration circulaire d'objets dont ils devaient mémoriser les positions. Ils effectuaient ensuite une rotation les yeux fermés pour adopter un nouveau point de vue à partir duquel ils devaient ensuite pointer l'un des objets appris. Les participants adoptaient le nouveau point de vue soit mentalement (en imaginant se trouver face à un autre objet), soit physiquement (en effectuant un mouvement de rotation les yeux bandés). L'amplitude de la rotation effectuée variait. Les performances de pointage étaient meilleures dans la condition de rotation physique que dans la condition de rotation imaginée. Le point extrêmement intéressant de cette étude est l'interaction entre les conditions de rotation et l'amplitude de la rotation. Les performances dans la condition de rotation physique n'étaient pas influencées par l'angle de rotation entre l'orientation de départ et celle d'arrivée, ce qui suggère la mise en place d'un processus automatique intégrant d'une manière continue les changements d'orientation indépendamment de leurs nombres. À l'inverse, les performances dans la condition de rotation imaginée étaient influencées par l'amplitude du changement d'orientation pour passer du point de vue appris au point de vue imaginé (voir aussi Easton & Sholl, 1995). Ceci suggère que l'adoption d'un nouveau point de vue sur une scène spatiale mémorisée implique un processus de simulation analogue au mouvement physique mis en place lors d'un changement réel d'orientation. Ainsi, la mise à jour spatiale serait un processus automatique reposant sur l'intégration continue des informations vestibulaires et proprioceptives générées lors d'un déplacement réel (Rieser, 1989; Rieser, Guth, & Hill, 1986; Rieser & Rider, 1991). En l'absence d'informations idiothétiques issues d'un déplacement réel, ce processus de mise à jour pourrait être simulé. La notion

d'automatisme dans la mise à jour lors d'un déplacement n'est cependant pas testée clairement dans cette étude puisque les auteurs s'appuient sur une absence d'effet de l'amplitude de rotation pour inférer cette propriété. De plus, si ces résultats peuvent indiquer que la mise à jour égocentrée est un processus peu coûteux et très efficace, cela répond à une définition de l'automatisme au sens faible et ne permet pas de répondre à une autre définition de l'automatisme au sens fort qui met l'accent le caractère peu répressible du processus.

Une étude ultérieure de Farell et Robertson (1998) a évalué la nature automatique et irrépressible de la mise à jour égocentrée lors d'un déplacement en adaptant la procédure de Rieser (1989). Dans cette étude, les participants étaient placés au centre d'une configuration circulaire de sept objets et devaient apprendre leurs positions. Suite à l'apprentissage, ils avaient les yeux bandés et devaient alors adopter une nouvelle perspective via un mouvement de rotation sur soi dont les modalités pouvaient varier. Ils devaient ensuite pointer le plus rapidement et le plus précisément possible la position d'un des sept objets. Quatre conditions expérimentales étaient utilisées.

- Dans la condition *contrôle*, les participants réalisaient physiquement un aller-retour, ils devaient alors pointer depuis le point de vue appris.
- Dans la condition *mise à jour*, ils réalisaient physiquement un mouvement de rotation et devaient alors pointer depuis la position d'arrivée inférée à partir des informations idiothétiques issues du déplacement.
- Dans la condition *imaginer*, ils devaient imaginer se trouver face à un des sept objets de l'environnement. Ils devaient alors pointer depuis cette orientation imaginée.
- Dans la condition *ignorer*, ils effectuaient physiquement une rotation mais devaient pointer comme s'ils étaient toujours à leur point de départ, comme s'ils ne s'étaient pas déplacés.

Les participants étaient informés de la condition expérimentale dans laquelle ils se trouvaient avant le début du déplacement, ce qui leur permettait d'adopter des stratégies différentes en fonction de la condition expérimentale (e.g., ne pas faire attention au déplacement et se concentrer sur les informations visuelles mémorisées dans la condition ignorer ou se concentrer sur le déplacement dans la condition mise à jour). L'amplitude des rotations effectuées mentalement (condition imaginer) ou physiquement (conditions contrôle, mise à jour et ignorer) variait.

L'objectif étant de tester la nature automatique et irrépressible de la mise à jour lorsqu'elle est basée sur des informations proprioceptives et vestibulaires, l'introduction de la condition

ignorer est cruciale. En effet, si la mise à jour est réalisée automatiquement et d'une manière irrépressible lors d'un déplacement réel, les participants devraient éprouver des difficultés pour ignorer leur déplacement. De plus, si leur position a été actualisée durant le déplacement, alors ils devraient imaginer se trouver à leur point de départ en passant par une simulation de déplacement entre leur orientation actuelle et l'orientation à partir de laquelle ils doivent pointer (i.e., l'orientation de départ). Ainsi, les performances dans la condition ignorer devraient avoir des caractéristiques similaires à celles de la condition imaginer, les performances dans les deux conditions devant être influencées par l'amplitude de la rotation mentale à réaliser.

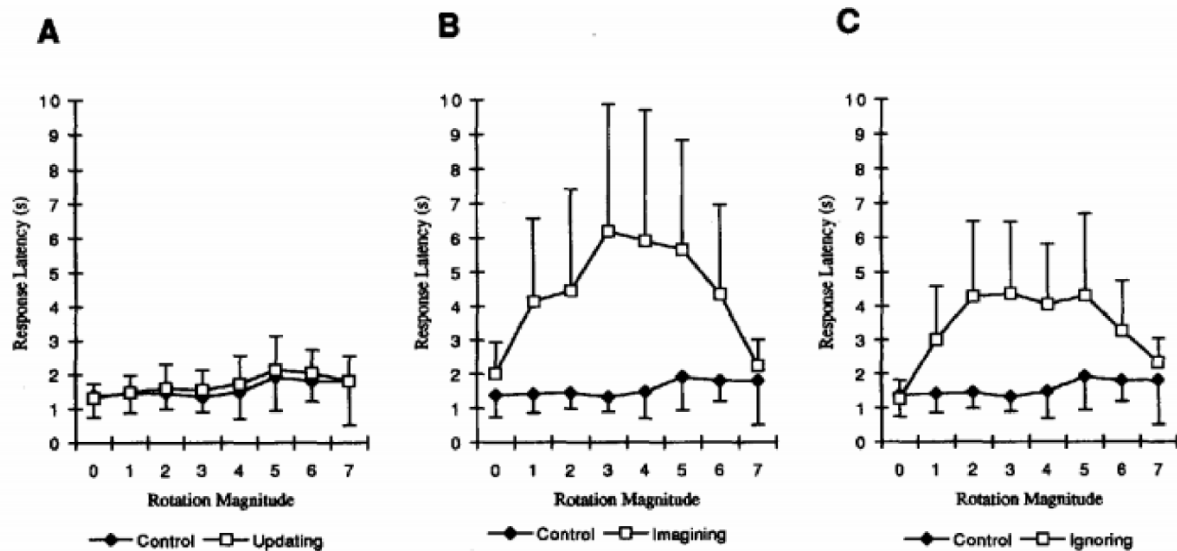


Figure 22 : extrait de Farell & Robertson (1998). Temps de latence en fonction de l'amplitude de la rotation dans les conditions (A) contrôle et mise à jour, (B) contrôle et imaginer, (C) contrôle et ignorer.

Les résultats de cette étude vont dans ce sens. Les performances dans la condition mise à jour sont similaires aux performances dans la condition contrôle (cf. Figure 22A). De plus, aucune de ces deux conditions n'est influencée par l'amplitude de la rotation effectuée. Les performances dans les conditions imaginer et ignorer sont significativement inférieures aux performances dans les conditions mise à jour et contrôle et ont des configurations similaires concernant l'effet de l'amplitude de la rotation (cf. Figure 22B et C). Les conditions ignorer et imaginer sont toutes les deux sensibles à l'amplitude de la rotation à simuler pour passer mentalement de l'orientation actuelle à l'orientation depuis laquelle les participants doivent pointer. Ainsi, on peut supposer que la position dans l'espace des participants a été mise à

jour lors du déplacement dans la condition ignorer (même si ceux-ci ne devaient pas prendre en compte leur déplacement), puisqu'il semble qu'un processus d'imagination mentale soit mis en œuvre pour pouvoir se re-situer dans la position de départ pour réaliser le pointage. Ce dernier résultat indique que la présence d'un déplacement physique entraîne une mise à jour de la position dans l'espace, automatique et irrépressible, puisqu'elle intervient même si le participant a les moyens cognitifs de ne pas la prendre en compte. De même, le déplacement physique réalisé dans les études présentées ci-dessus s'effectue les yeux bandés, ce qui indique que les informations proprioceptives et vestibulaires issues du déplacement sont essentielles et suffisantes pour l'établissement d'une mise à jour égocentrée automatique (Farrell & Robertson, 1998; Rieser, 1989 voir aussi Farrell & Robertson, 2000; May & Klatzky, 2000; Wraga, Creem-Regehr, & Proffitt, 2004).

La mise en place de la mise à jour égocentrée : le rôle des informations visuelles seules

Dans les études précédentes (Farrell & Robertson, 1998; Rieser, 1989), la mise à jour s'effectuait alors que les participants avaient les yeux bandés. Ceci montre qu'une mise à jour égocentrée automatique et irrépressible peut se déclencher sur la seule base d'informations sensorielles proprioceptives et vestibulaires. Un débat porte actuellement sur le rôle des informations visuelles de mouvement dans la mise à jour spatiale et sur leur capacité à induire une mise à jour égocentrée automatique en l'absence d'informations proprioceptives et vestibulaires. Cette question est primordiale dans la mesure où de plus en plus d'expériences ont recours à la réalité virtuelle dans lesquelles le déplacement est appréhendé essentiellement sur la base du flux optique. Il est donc important d'évaluer si, dans de telles conditions, la mise à jour aura le même caractère automatique et irrépressible.

Des études en réalité virtuelle avec un dispositif couvrant l'ensemble du champ visuel font état d'une mise à jour automatique et irrépressible en l'absence d'informations vestibulaires. Ceci suggère que des informations visuelles seules pourraient être suffisantes pour induire une mise à jour lorsque l'environnement virtuel reproduit un environnement réel familier d'une manière suffisamment riche et réaliste (Riecke, Cunningham, & Bühlhoff, 2007; Riecke, Heyde, & Bühlhoff, 2005). En revanche, dès lors que le champ de vision est réduit, les participants éprouvent moins de difficultés pour ignorer le déplacement, suggérant que l'automatisme de la mise à jour sur la base des informations visuelles dépend de la taille du champ de vision (Riecke, Cunningham, & Bühlhoff, 2007; Riecke, Schulte-Pelkum, & Bühlhoff, 2005). Ce résultat va dans le sens d'études en réalité virtuelle faisant état de faibles

performances en mise à jour sur la base d'un mouvement inféré à partir des informations visuelles seules (Bakker, Werkhoven, & Passenier, 1999, 2001; Riecke, Cunningham, & Bühlhoff, 2007).

Pour résumer, bien que plusieurs études en réalité virtuelle montrent que les informations visuelles seules, dans certaines conditions, pourraient être suffisantes pour induire automatiquement une mise à jour (Riecke, Cunningham, & Bühlhoff, 2007; Riecke, Heyde, & Bühlhoff, 2005; Teramoto & Riecke, 2010), les informations visuelles en général ne semblent pas suffisantes en elles-mêmes. À l'inverse, il fait consensus que la présence des seules informations proprioceptives et vestibulaires lors d'un déplacement est suffisante pour induire automatiquement une mise à jour égocentrée (Chrastil & Warren, 2012). Le caractère irrépressible et automatique de cette mise à jour lors d'un déplacement réel sur la base d'informations proprioceptives et vestibulaires a d'ailleurs conduit Riecke et ses collaborateurs à proposer le terme de mise à jour spatiale obligatoire, de type réflexe pour la décrire (Riecke & Bühlhoff, 2004; Riecke, Heyde, & Bühlhoff, 2001).

Les facteurs expérimentaux modulant la mise à jour

Cette automaticité de la mise à jour lors d'un déplacement réel, et donc la supériorité des performances lors d'un déplacement réel par rapport à un déplacement imaginé, est cependant modulé par des facteurs tels que le mode de réponse (par pointage ou verbal) et le type de déplacement (rotation ou translation).

Concernant le mode de réponse, lorsque les participants doivent répondre verbalement, ils réussissent mieux dans la condition imaginer que dans la condition mise à jour et n'éprouvent pas de difficultés dans la condition ignorer (de Vega & Rodrigo, 2001; Wraga, 2003). Les résultats faisant état d'une mise à jour automatique et irrépressible surviennent essentiellement lorsque la tâche spatiale en test repose sur du pointage. Ce résultat suggère que l'automaticité de la mise à jour égocentrée nécessite que la réponse soit ancrée dans un système de coordonnées relatif au corps. De plus, il semble qu'un ancrage non corporel de la réponse facilite la réalisation de transformations mentales sur la perspective apprise et diminue l'effet de la mise à jour (Avraamides, Ioannidou, & Kyranidou, 2007; Wraga, 2003). D'une manière cohérente avec cette proposition, l'effet d'alignement encodage-mémoire apparaît, en rappel, surtout lors d'une réponse par pointage et non quand le participant peut localiser les objets en phase test sur la base d'un label verbal (Kelly & McNamara, 2008; Wang, 2004).

Concernant le type de déplacement, des performances similaires sont obtenues en condition imaginer et en condition de mise à jour lorsqu'un déplacement linéaire est réalisé (Presson & Montello, 1994; Rieser, 1989). À l'inverse, les études présentées auparavant dans lesquelles les performances étaient supérieures lors d'un déplacement effectif, utilisaient des mouvements de rotation (Farrell & Robertson, 1998; Rieser, 1989; Simons & Wang, 1998). Cela serait dû au fait que la simulation d'une rotation est plus difficile que la simulation d'un mouvement de translation (May, 2004; Presson & Montello, 1994). Cet effet du type de déplacement suggère donc une particularité des informations d'orientation dans la mise à jour et dans sa simulation.

Les effets du mode de réponse et du type de déplacement (translation ou rotation) montrent ainsi que, bien que les caractères automatique et irrépressible de la mise à jour égocentrée aient été démontrés, les participants pourraient répondre aux tâches de mise à jour en s'appuyant sur d'autres options que la mise à jour elle-même selon la nature des tâches.

Pour résumer, la mise à jour égocentrée est un processus crucial dans l'étude de la cognition spatiale puisqu'elle permet d'assurer une continuité entre les percepts visuels égocentrés lors d'un déplacement, grâce à la prise en compte des informations idiothétiques, proprioceptives et vestibulaires. Le résultat expérimental principal à l'origine de cette proposition est l'annulation de l'effet d'alignement encodage-mémoire lors d'un changement de point de vue via un déplacement réel. Cette annulation suggère la mise en place d'un processus d'actualisation des relations égocentrées aux éléments de l'environnement. Cette mise à jour égocentrée s'effectue d'une manière irrépressible et automatique lors d'un déplacement, mettant en lumière le rôle central des informations idiothétiques dans ce mécanisme. En l'absence d'informations idiothétiques, lorsque le participant reste statique, la simulation mentale de cette mise à jour imiterait les propriétés d'un déplacement mais nécessiterait des ressources cognitives et attentionnelles coûteuses. La possibilité de simuler une mise à jour lors d'une récupération d'informations en mémoire spatiale permet ainsi de revoir sous un autre angle certains processus en jeu en mémoire spatiale (notamment l'effet d'alignement).

En résumé, l'objectif de cette sous-partie était d'évaluer le rôle des informations idiothétiques lors de la réalisation de tâches spatiales chez l'homme. Nous avons vu que le rôle de ces informations semble crucial lors d'un déplacement réel, que ce soit pour l'apprentissage spatial dans le cadre d'expériences de navigation, pour une intégration de trajet efficace, et également pour l'instauration automatique et irrépessible d'une mise à jour égocentrée. De plus, il semble qu'une simulation de ces informations de déplacements puisse être responsable d'effets observés en mémoire spatiale. Ces résultats sont cohérents avec le cadre théorique proposé par les modèles neurophysiologiques liant la mémoire épisodique et le traitement de l'espace, modèles qui proposent un rôle prépondérant des informations idiothétiques tant au niveau de l'expérience en ligne de l'environnement que du traitement hors-ligne de l'espace lors de tâches de mémoire.

D. L'effet des informations idiothétiques sur la récupération d'informations épisodiques spatiales et non spatiales

Nous venons de voir que la présence d'informations idiothétiques issues d'un déplacement améliore la réalisation de tâches spatiales. Cette amélioration peut toucher deux composantes : (1) elle facilite la réalisation de processus spatiaux en ligne (e.g., elle permet une meilleure localisation de soi dans l'espace, augmentant ainsi les performances aux tâches d'intégration de trajet), et (2) elle facilite aussi la réalisation de processus spatiaux hors-ligne (e.g., l'encodage d'informations environnementales dans des tâches de navigation et la récupération d'informations spatiales dans des tâches de mise à jour).

De plus, les études sur la mise à jour égocentrée ont soulevé la question de la distinction entre la réalisation d'un déplacement effectif et sa simulation lors d'une tâche de mémoire. Ainsi, lors de la récupération d'informations spatiales en mémoire, une simulation de déplacement pourrait avoir lieu, comme le démontre l'effet de l'angle de rotation dans les conditions ignorer et imaginer de l'expérience de Farrell & Robertson (1998). On peut également se demander si la simulation d'une mise à jour égocentrée pourrait être utilisée pour la récupération d'informations en mémoire. La mise à jour égocentrée pourrait être un mécanisme alternatif de récupération d'informations spatiales par rapport à la carte allocentrée (O'Keefe & Nadel, 1978). La carte allocentrée étant habituellement considérée comme le point pivot dans le lien mémoire spatiale/mémoire épisodique, si la simulation d'une mise à jour égocentrée est une alternative crédible en tant que processus de récupération d'informations spatiales, elle devrait également l'être en tant que processus de récupération d'informations non spatiales en mémoire épisodique. Un tel mécanisme serait en accord avec

ce qui est proposé dans les modélisations neurophysiologiques de la mémoire épisodique vue comme le rappel d'une trajectoire spatio-temporelle.

D.1. Récupérer des informations spatiales : la simulation d'une mise à jour égocentrée à l'origine des effets d'alignement

Deux effets d'alignement sont classiquement rapportés dans les expériences en mémoire spatiale : l'effet d'alignement encodage-mémoire et l'effet d'alignement sensorimoteur (Avraamides & Kelly, 2008). L'effet d'alignement encodage-mémoire a été discuté dans la section C.3. de ce chapitre et renvoie à la supériorité des performances en mémoire spatiale lorsque le point de vue en test est aligné sur le point de vue appris. L'effet d'alignement sensorimoteur, quant à lui, apparaît lorsque le participant doit adopter une perspective imaginée. Les performances sont alors meilleures quand la perspective imaginée est alignée sur l'orientation physique actuelle du participant. Ce résultat suggère que l'adoption d'une perspective imaginée est contrainte par la position et l'orientation réelles du participant. Cela laisse supposer que l'adoption d'une perspective égocentrée imaginée repose sur une simulation du déplacement nécessaire depuis la position actuelle. Cette hypothèse de transformation mentale (Rieser, 1989 voir aussi Easton & Sholl, 1995; Presson & Montello, 1994) consiste à ce qu'en l'absence d'informations idiothétiques, l'observateur s'engage dans des calculs délibérés, nécessitant d'importantes ressources cognitives pour mettre mentalement à jour les nouvelles relations égocentrées qu'il est censé entretenir avec les éléments de l'environnement. Une hypothèse complémentaire d'interférence sensorimotrice (May, 2004) suggère une contribution de l'orientation actuelle qui pourrait interférer sur l'adoption d'une orientation imaginée.

Ces deux effets d'alignement montrent que la récupération d'informations en mémoire spatiale ne s'effectue pas simplement via la réactivation d'une représentation spatiale stockée en mémoire (O'Keefe & Nadel, 1978) mais qu'elle est contrainte par des facteurs égocentrés ancrés corporellement tels que l'orientation physique et le point de vue visuel égocentré lors de la récupération. Ainsi, la disparité angulaire entre le point de vue appris et le point de vue actuel (dans l'effet d'alignement encodage-mémoire) ou entre le point de vue imaginé et l'orientation physique actuelle (dans l'effet d'alignement sensorimoteur), suggère la présence d'un mécanisme permettant de relier les informations égocentrées expérimentées lors de la récupération aux informations égocentrées mémorisées. Ceci correspond aux résultats obtenus dans les tâches de mise à jour spatiale dans la condition imaginer (ou ignorer) où l'on voit que la quantité de déplacement à simuler est directement corrélée aux temps de réaction et aux

erreurs d'angle (Farrell & Robertson, 1998; Rieser, 1989, cf. Figure 22). Par conséquent, il se pourrait que la récupération des informations mémorisées en mémoire spatiale s'effectue via un mécanisme de changement de position dans un espace mental suite à une simulation du processus de mise à jour égocentrée.

Cette hypothèse selon laquelle la récupération en mémoire spatiale ne passe pas par la réactivation d'une carte allocentrée (O'Keefe & Nadel, 1978) mais par la simulation d'une mise à jour égocentrée est cohérente avec les modèles neurophysiologiques présentés dans la section B de ce chapitre. En effet, ces modèles proposent des mécanismes au niveau de l'hippocampe pour auto-générer, en l'absence de stimulations idiothétiques, des simulations du déplacement de soi dans l'espace, simulations permettant de recréer la trajectoire spatio-temporelle réalisée lors de l'apprentissage. Ce rôle de l'hippocampe dans la simulation d'un déplacement de soi a été mis en évidence dans une étude en IRMf récente opposant la simulation d'un déplacement de soi dans l'espace à la simulation du déplacement d'un objet dans l'espace (Lambrey, Doeller, Berthoz, & Burgess, 2012). Cette étude montre une implication de l'hippocampe lors de la simulation de son propre déplacement dans l'espace par rapport à la simulation du déplacement de l'environnement⁸. Cette implication de l'hippocampe dans la simulation d'un déplacement de soi permet de discuter les résultats obtenus chez des patients amnésiques montrant un déficit en mémoire spatiale lorsque le point de vue en test n'est pas aligné sur le point de vue appris (Abrahams, Pickering, Polkey, & Morris, 1997; Hartley et al., 2007; King, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2002; Morris, Pickering, Abrahams, & Feigenbaum, 1996; Parslow et al., 2005). Ceux-ci sont habituellement interprétés comme une implication de l'hippocampe dans les processus allocentrés et non dans les processus égocentrés. En effet, selon une vue dichotomique de la mémoire spatiale opposant des représentations égocentrées statiques à des représentations allocentrées (voir Chapitre 1, section B.2), le fait que les performances des patients amnésiques soient préservées lorsque le point de vue égocentré reste le même est en faveur d'une préservation des relations égocentrées. À l'inverse, lorsque le point de vue change, le recours aux relations égocentrées apprises est inefficace, il est alors nécessaire de faire appel à des processus allocentrés. Une explication alternative pourrait être que ces patients sont dans l'incapacité d'actualiser mentalement leurs relations égocentrées aux objets de l'environnement via la simulation d'une mise à jour spatiale (Lambrey, 2005). L'hypothèse

⁸D'une manière intéressante, d'autres études en IRMf font également état de l'implication d'aires motrices lors de la simulation d'un déplacement de soi par rapport à la simulation du déplacement d'une configuration d'objets (Wraga, Boyle, & Flynn, 2010; Wraga, Shephard, Church, Inati, & Kosslyn, 2005).

d'une simulation de la mise à jour égocentrée lors d'une récupération en mémoire spatiale permet donc de reconsidérer sous un nouvel angle des effets expliqués uniquement sur la base d'une dichotomie allocentrée-égocentrée et permet également de proposer une explication originale concernant certains aspects du fonctionnement de la mémoire spatiale tels que les effets d'alignement.

D.2. Récupérer des informations non-spatiales : l'implication controversée de la navigation

Nous venons de voir que le processus de mise à jour égocentrée pourrait être un processus alternatif à la représentation allocentrée pour la récupération en mémoire spatiale (O'Keefe & Nadel, 1978). Or, le modèle de Gomez et collaborateurs met également en avant l'implication de la mise à jour égocentrée dans la récupération d'informations épisodiques non spatiales. Par conséquent, il s'avère important d'évaluer si la présence d'un déplacement à l'encodage ou lors de la récupération a un effet sur les performances en mémoire épisodique. Comme nous allons le voir, bien que les paradigmes utilisés dans l'étude de la cognition spatiale (notamment en navigation) aient été employés en tant que situations épisodiques riches afin d'évaluer la mémoire épisodique, très peu d'études se sont intéressées au rôle causal des facteurs spatiaux dans la mémorisation et la récupération d'informations épisodiques non spatiales.

Plusieurs procédures développées en navigation sont reprises pour étudier la mémoire épisodique. En effet, la présentation de trajets dans des environnements riches permet d'évaluer les différentes composantes de temps, de lieu et de contenu non contextuel présentes dans ce type de mémoire (Burgess, Maguire, & O'Keefe, 2002; Burgess, Maguire, Spiers, & O'Keefe, 2001). Ces procédures sont par exemple beaucoup utilisées en neuropsychologie pour caractériser plus précisément les déficits de patients présentant des troubles de la mémoire épisodique sur les composantes « quoi », « quand » et « où » du souvenir (Spiers, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2001; Spiers et al., 2001). Concernant la composante « où », les déficits peuvent être expliqués en recourant uniquement au fonctionnement (ou au dysfonctionnement) de la mémoire spatiale. De même, l'application de procédures évaluant la cognition spatiale à des patients présentant des troubles de la mémoire épisodique a permis de mettre en évidence des co-occurrences de certains troubles spatiaux et de troubles de la mémoire épisodique (e.g., Weniger, Ruhleder, Lange, & Irle, 2012; Weniger, Ruhleder, Lange, Wolf, & Irle, 2011). Nous reviendrons plus précisément sur ces associations entre des troubles spatiaux et des déficits épisodiques trouvés principalement

dans le cadre de lésions de l'hippocampe dans le Chapitre 6. Il faut cependant préciser que, malgré l'intérêt théorique, diagnostique et de prise en charge des patients, la présence d'une co-occurrence de déficits ne permet pas en elle-même de proposer une hypothèse de lien causal entre ces deux processus. Par conséquent, la mise en évidence de déficits spatiaux associés à des déficits épisodiques ne suffit pas pour postuler que le fonctionnement de la mémoire épisodique puisse reposer sur un processus spatial précis.

Afin d'établir un lien causal entre des processus spatiaux et la récupération de composantes non spatiales en mémoire épisodique, certaines études présentent des trajets aux participants et évaluent si des modifications spatiales de ces trajets peuvent influencer la récupération d'éléments de la composante « quoi » du souvenir. La récupération ne peut concerner que la composante « quoi » et non les composantes « où » et « quand » car une influence de facteurs spatiaux sur l'agencement temporel des éléments rencontrés (le « quand ») ou sur des composantes spatiales de l'environnement (le « où ») pourrait être attribuée à de la mémoire spatiale (e.g., la mémoire des informations de type carte ou de type route), et ne relevant donc pas directement de la mémoire épisodique. Parmi ces études, on distingue deux grands types de manipulations spatiales effectuées sur les trajets lors de l'apprentissage : (1) la présence ou non d'une activité lors du trajet effectué (navigation passive vs. active avec modulation des informations sensorielles fournies lors du déplacement) et (2) le type de traitement spatial effectué par le participant au cours du trajet (égocentré vs. allocentré).

L'effet de la distinction navigation active/passive sur la récupération épisodique

Afin d'étudier l'effet du caractère passif ou actif de la navigation sur la récupération de la composante « quoi » du souvenir, de nombreuses études ont utilisé des environnements virtuels afin de contrôler les informations épisodiques mémorisées au cours du déplacement. Dans ce cadre, les résultats obtenus sont contradictoires. Des études ne montrent pas d'avantage de la condition active par rapport à la passive sur le rappel ou la reconnaissance des objets vus au cours du trajet (Brooks, 1999), et même parfois un effet délétère de la condition active par rapport à la condition passive (Attree et al., 1996). De même, une étude a montré que la présence d'une activité sensorimotrice, si elle augmente les performances en mémoire spatiale, diminue en revanche les performances sur la mémoire des faits intervenus au cours du déplacement (Plancher, Barra, Orriols, & Piolino, 2013). À l'inverse, la condition active peut augmenter les performances en liage chez des participants sains mais également chez des patients présentant des troubles de la mémoire épisodique (Plancher, Tirard, Gyselinck, Nicolas, & Piolino, 2012).

Dans ce cadre, l'étude de Plancher et collaborateurs (2013) s'avère particulièrement intéressante car elle dissocie deux formes de navigation active : le fait de réaliser soit même le mouvement sans décider de la direction ou de décider de la direction du déplacement sans le réaliser soi-même. Dans cette étude, les participants effectuaient une navigation en conduite automobile dans un environnement en réalité virtuelle. Dans la condition passive, ils étaient passagers et l'expérimentateur conduisait le véhicule ; dans la condition « active avec planification », l'expérimentateur conduisait et les participants lui indiquaient la route à prendre ; enfin, dans la condition « active avec mouvement », les participants conduisaient et l'expérimentateur leur indiquait la route à prendre. Plusieurs événements intervenaient au cours du trajet. Les participants étaient ensuite interrogés en rappel et en reconnaissance sur plusieurs dimensions du trajet. La dimension visuo-spatiale concernait le rappel et la reconnaissance du trajet effectué et la localisation des éléments rencontrés. La dimension « mémoire des éléments » concernait les informations non spatiales, dont le rappel et la reconnaissance des événements vus au cours du trajet. Les résultats indiquent que les participants ont eu de meilleures performances sur le rappel ou la reconnaissance des informations spatiales quand ils étaient dans les conditions actives que dans la condition passive. Ce résultat réplique les résultats obtenus habituellement dans les tâches de navigation et indique que le fait d'être actif permet un meilleur encodage en mémoire spatiale. Concernant la récupération des éléments non spatiaux, la condition de navigation n'a pas eu d'effet sur le rappel d'éléments mais en a eu sur la reconnaissance. Les participants ont reconnu plus d'éléments quand ils étaient dans la condition passive que dans la condition active avec mouvement. De même, ils ont reconnu plus d'éléments dans la condition active avec planification que dans la condition active avec mouvement. On trouve ici un effet d'interférence du déplacement effectif sur l'encodage d'éléments en mémoire, effet qui n'est pas expliqué par un effet lié à la prise de décision. Pour l'expliquer, les auteurs proposent que le contrôle moteur nécessaire au déplacement utilise des ressources attentionnelles qui ne sont alors plus allouées à l'encodage des événements rencontrés au cours du trajet.

L'hétérogénéité de résultats trouvés dans les études de navigation active/passive, notamment le fait que l'activité motrice semble interférer avec l'encodage d'éléments non spatiaux, peut renvoyer à la nature même de l'activité motrice qui repose ici sur des informations idiothétiques extrêmement limitées, issues du déplacement manuel d'un volant ou d'un joystick. Dans ce cas, l'intégration de trajet et la mise à jour égocentrée reposent sur des informations sensorimotrices partielles, ce qui pourrait entraîner une absence d'automatisme de ces processus. On retrouve ici le problème soulevé dans les études de

navigation sur la différence entre les paradigmes de réalité virtuelle impliquant des informations idiothétiques limitées et le déplacement en environnement réel.

L'influence du type traitement spatial, allocentré ou égocentré, réalisé à l'encodage sur la récupération épisodique

À notre connaissance, les seules études évaluant un effet du type de processus spatial sur le rappel d'informations épisodiques non spatiales ont été réalisées par Gomez et collaborateurs (Gomez, Cerles, Rousset, Lebas, & Baciú, 2013; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009). Dans deux études, les auteurs font varier le type de traitement spatial impliqué lors d'un apprentissage incident de mots. Afin de comparer l'influence du traitement allocentré à celui de la mise à jour égocentrée, ils font réaliser aux participants deux tâches différentes. Comme les deux études diffèrent sur les tâches à effectuer pour opérationnaliser chaque processus spatial, nous les décrirons successivement.

Une première tâche maximise l'utilisation d'une mise à jour égocentrée. Dans l'étude de 2009, les participants voient la vidéo d'un trajet à la première personne dans un environnement (cf. Figure 23A). La vue initiale et la dernière vue de la vidéo sont ensuite présentées aux participants. Ceux-ci doivent indiquer le déplacement à réaliser pour se rendre le plus directement possible depuis la position de départ vers la position finale. Ils doivent ainsi inférer à partir du trajet ayant été vu un raccourci pour aller d'un point de l'environnement à un autre. Les participants doivent alors simuler une navigation égocentrée en indiquant les différentes étapes de son déplacement (e.g., « je vais tout droit, je m'arrête à la table et je vais vers la gauche »). Dans l'étude de 2013, un trajet à la première personne est présenté. Suite à la présentation de ce trajet, les participants voient apparaître une vue expérimentée à un moment donné de la vidéo et un objet également rencontré au cours du trajet. Les participants doivent alors imaginer qu'ils occupent la position présentée dans la vue sur l'environnement et, à partir de cette position, pointer la direction de l'objet cible par rapport à eux avec un joystick (cf. Figure 23B).

La seconde tâche maximise un codage allocentré de l'environnement. Dans l'étude de 2009, les participants voient quatre vues de l'environnement avec deux objets dont l'un est indiqué comme étant la source et l'autre comme étant la cible. La tâche des participants est d'indiquer la position de l'objet cible par rapport à l'objet source, en l'inférant à partir des quatre vues présentées (cf. Figure 23A). Dans l'étude de 2013, un trajet en vue de dessus est présenté aux participants. Ceux-ci doivent alors mémoriser les positions des objets vus successivement au cours du trajet les uns par rapport aux autres. Deux objets de

l'environnement sont ensuite présentés (un objet source et un objet cible) et les participants doivent indiquer grâce au joystick la direction de l'objet cible par rapport à l'objet source (cf. Figure 23B).

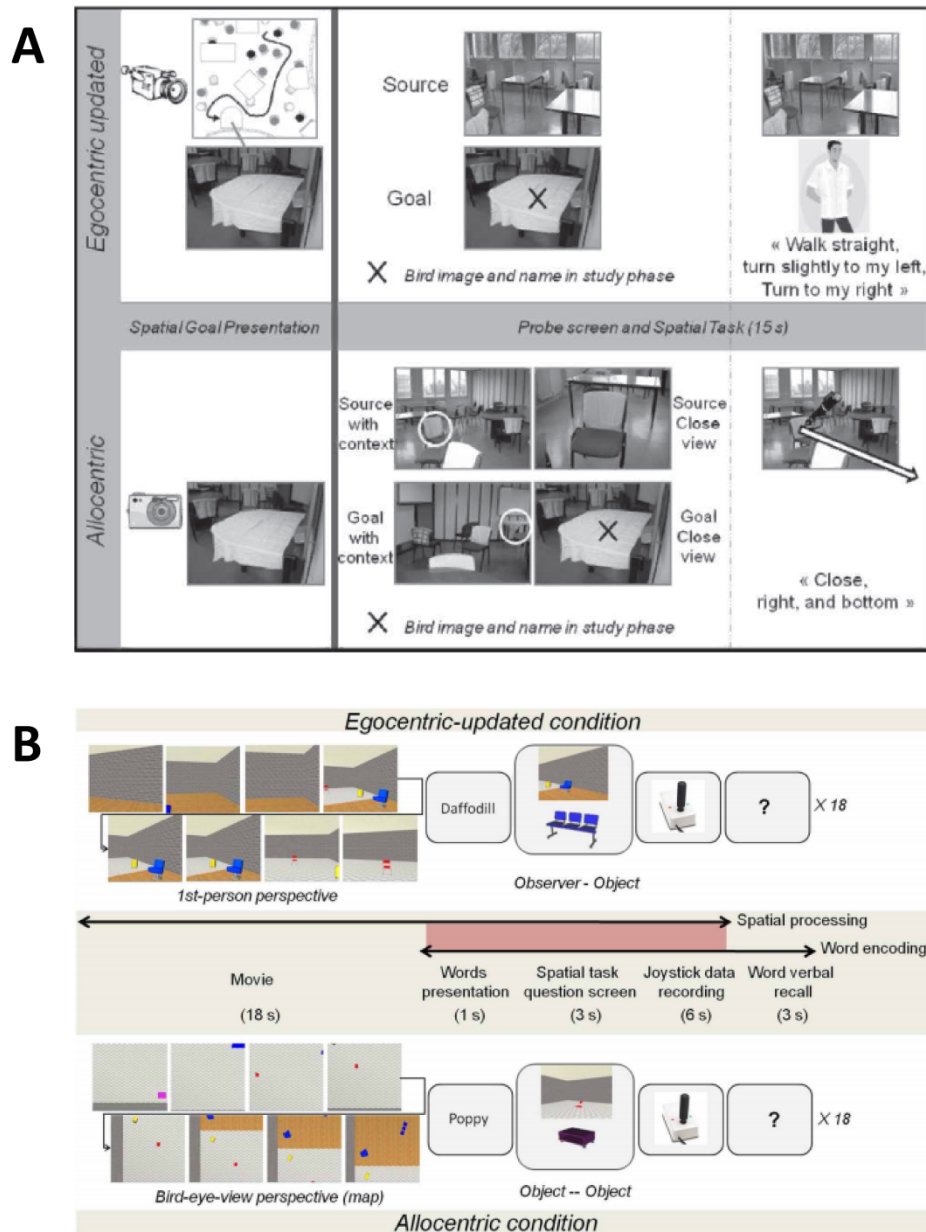


Figure 23 : procédures utilisées dans **A.** Gomez, Rousset, & Baciú (2009), et **B.** Gomez, Cerles, Rousset, Lebas, & Baciú (2013).

Dans ces deux études, durant la période d'encodage ou de rétention des informations spatiales (soit égocentrées, soit allocentrées), les participants voyaient apparaître un mot. La mémorisation de ce mot ne nécessitait pas de traitement spatial particulier mais s'ancrait dans

un contexte de traitement spatial maximisant soit un processus allocentré, soit une mise à jour égocentrée. Ainsi, la récupération ultérieure du mot pouvait s'effectuer indépendamment de processus spatiaux. Suite à l'apprentissage, les participants étaient interrogés sur les mots appris lors des tâches spatiales. Les résultats de l'étude de 2009 indiquent que les mots appris dans un contexte de traitement impliquant une mise à jour égocentrée sont plus souvent rappelés et reconnus, et que leur récupération est plus souvent associée à un état de conscience autoérotique que les mots appris dans un contexte de traitement allocentré. L'étude de 2013 ayant été réalisée en IRMf, l'étape de récupération se déroulait dans le scanner alors que l'apprentissage s'effectuait dans une salle annexe. Dans cette étude, les auteurs n'ont pas mis en évidence d'effets comportementaux du traitement spatial présent à l'apprentissage. En revanche, les résultats IRMf indiquent que la récupération des mots appris dans le contexte d'une mise à jour égocentrée (par rapport au contexte de traitement allocentré) entraîne d'avantage d'activations cérébrales. On trouve notamment une activation du précuneus spécifique à la condition de mise à jour égocentrée. L'activation du précuneus est intéressante puisque cette structure cérébrale est impliquée dans l'imagerie mentale et la re-création d'un point de vue égocentré (Freton et al., 2014). À l'inverse, la récupération des mots appris dans un contexte allocentré n'entraîne aucune activation supplémentaire.

Ces résultats appuient le modèle proposé par Gomez et collaborateurs sur l'existence d'un lien causal entre le processus de mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique. De plus, ils vont dans le sens des modèles neurophysiologiques (Buzsáki & Moser, 2013; Hasselmo, 2012; Whishaw & Wallace, 2003) qui proposent que la mémorisation d'informations épisodiques non spatiales repose sur la mémorisation d'une trajectoire dynamique de nature égocentrée et non sur une représentation figée de type allocentré (Byrne, Becker, & Burgess, 2007; Nadel & Moscovitch, 1998; O'Keefe & Nadel, 1978).

D.3. L'effet de la mise à jour égocentrée sur la mémoire épisodique : uniquement un effet de simulation ?

Les résultats obtenus dans les études de Gomez et collaborateurs (Gomez, Cerles, Rousset, Lebas, & Baciú, 2013; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009) sont congruents avec leur modèle mais l'opérationnalisation du processus de mise à jour égocentrée dans ces études soulève des questions. Comme nous l'avons vu dans la section C.3. de ce chapitre, les études sur la mise à jour égocentrée ont distingué deux types de mise à jour (e.g, Farrell & Robertson, 1998) : (1) une mise à jour effectuée en ligne lors d'un mouvement réel, en présence d'informations proprioceptives et vestibulaires, avec un caractère automatique et irrépressible et (2) une mise

à jour simulée effectuée hors ligne en l'absence de tout déplacement, copiant les propriétés de la mise à jour en ligne (e.g., effet de l'amplitude du déplacement) mais étant coûteuse cognitivement. Le modèle de Gomez et collaborateurs propose que la mémorisation de la mise à jour égocentrée en ligne soit à la base de l'accès à un état de conscience auto-noétique lors de la récupération épisodique. Le fait que ce modèle propose un rôle à la mise à jour égocentrée en ligne et non à la mise à jour simulée peut sembler un point peu important. Il est néanmoins primordial car, pour pouvoir suggérer l'implication d'un processus dans la mémoire épisodique, il est nécessaire que celui-ci soit automatique et irrépessible puisque la mémorisation des informations épisodiques est elle-même irrépessible et automatique et ne nécessite pas d'effort conscient. En effet, nous sommes capables de mémoriser des instants vécus sans que cela nécessite le moindre effort cognitif de notre part, ni la moindre intentionnalité. Ainsi, selon Gomez et collaborateurs, la mémorisation du processus de mise à jour en ligne lors de l'encodage d'informations épisodiques permettrait d'accéder à ces informations via une simulation de ce même processus lors de la récupération. Par conséquent, la mise à jour simulée est également impliquée dans la mémoire épisodique au moment de la récupération mais elle n'est en aucun cas la condition d'un encodage efficace en mémoire.

Cette distinction entre le processus de mise à jour égocentrée en ligne et simulé se doit d'être soulevée puisque dans les expériences de Gomez et collaborateurs (Gomez, Cerles, Rousset, Lebas, & Baciú, 2013; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009), le processus de mise à jour est clairement simulé dans les tâches spatiales. En effet dans ces études, il s'agit dans la condition de mise à jour de simuler mentalement un déplacement, soit pour se projeter en arrière à un moment du trajet (étude de 2013), soit en décrivant oralement le trajet à effectuer pour aller le plus rapidement au point d'arrivée (étude de 2009). La question qui se pose concerne alors la nature du processus spatial à l'origine des effets dans ces expériences. Ce processus peut être soit (1) le déroulement d'une mise à jour égocentrée automatique lors de l'encodage comme le modèle de Gomez et collaborateurs le suggère, soit (2) la présence d'une similitude entre les processus utilisés pour simuler lors de l'encodage et de la récupération. En effet, si la récupération en mémoire épisodique est envisagée comme une simulation visant à recréer l'évènement vécu (hypothèse de simulation épisodique constructive : Shacter & Addis, 2007), alors le fait de simuler également lors de l'encodage pourrait favoriser la récupération ultérieure. Une telle hypothèse se baserait sur la théorie du transfert approprié de procédure (TAP, Morris, Bransford, & Franks, 1977) qui propose que plus les processus à l'encodage sont similaires à ceux utilisés lors de la récupération, plus la

récupération sera aisée. Afin d'aller plus loin et d'apporter des arguments vis-à-vis du modèle de Gomez et collaborateurs, il s'avère donc crucial d'évaluer si la présence d'une mise à jour égocentrée en ligne, automatique et irrépressible, peut avoir un effet sur des tâches de mémoire épisodique non spatiales. Ainsi, il s'avère important de vérifier l'effet du dispositif expérimental induisant la mise à jour égocentrée et la nature de la mise à jour égocentrée induite, afin de départager les effets d'une simulation de la mise à jour égocentrée de ceux d'une réelle mise à jour automatique en ligne.

Le rôle des informations idiothétiques sur la récupération épisodique d'informations non spatiales a été étudié en manipulant le contexte lors de l'encodage d'événements non spatiaux. Cette manipulation a été réalisée de deux façons : en manipulant l'implication du participant lors d'une navigation (active ou passive) ou en manipulant le traitement spatial réalisé à l'encodage (une mise à jour égocentrée ou un traitement allocentré). Les résultats de ces expériences ne sont pas univoques. Etre actif lors d'un déplacement semble plutôt nuire à la mémorisation des informations non spatiales alors qu'être impliqué dans un processus de mise à jour égocentrée semble, à l'inverse, favoriser l'encodage d'éléments non spatiaux. Le fait que toutes ces études se déroulent en réalité virtuelle, c'est-à-dire avec des informations idiothétiques extrêmement restreintes (le champ visuel et les informations proprioceptives et vestibulaires étant réduits voire absents) pourrait être à l'origine de cette disparité dans les résultats. En effet, la mise à jour égocentrée qui s'effectue dans ces expériences n'est certainement que simulée, peut-être même absente, du fait que les informations sensorimotrices nécessaires à son déclenchement automatique ne sont pas suffisantes. Or, il est primordial que la mémoire épisodique se fonde sur un processus automatique lors de la mémorisation.

En résumé, ce chapitre est composé de deux parties centrées sur l'étude de la cognition spatiale au sens large, chez le rat et chez l'homme, et plus particulièrement sur le rôle des informations de mouvement dans la cognition spatiale et la mémoire épisodique.

La première partie s'est centrée sur des données obtenues chez le rat. Celles-ci sont cruciales puisqu'elles ont mis en évidence, au sein du complexe hippocampo-entorhinal, **des cellules spécifiques à la cognition spatiale**. L'étude de ces cellules a permis de proposer une modélisation avancée du fonctionnement cérébral de la localisation de soi et de la navigation dans l'espace. De plus, ces études ont mis en évidence **les événements replay qui semblent être le substrat cérébral du rappel de trajectoires spatiales**. L'existence de ces événements replay a permis **d'envisager la modélisation de la récupération épisodique comme la re-création mentale d'une trajectoire spatiotemporelle basée sur la mémorisation d'informations idiothétiques**. Ce type de modélisation est assez proche du modèle de Gomez et collaborateurs qui propose un rôle prépondérant des informations de mouvement lors de l'encodage et de la récupération en mémoire épisodique.

La deuxième partie s'est centrée sur des études chez l'homme afin d'évaluer si les prédictions issues des données neurophysiologiques chez le rat sont applicables à l'homme. L'objectif était double : (1) évaluer si les informations idiothétiques favorisent la réalisation de tâches spatiales et (2) évaluer le rôle du déplacement de soi sur la récupération d'informations, spatiales ou non. D'une manière générale, **être actif lors d'un déplacement et avoir accès à un maximum d'informations idiothétiques (champ visuel étendu et informations proprioceptives et vestibulaires) permet une navigation, un encodage des informations spatiales ainsi qu'une intégration de trajet plus efficaces**. L'existence du processus de mise à jour égocentrée montre également que la présence d'un déplacement du participant lors de la récupération améliore les performances en mémoire spatiale en annulant l'effet d'alignement. **Cette mise à jour égocentrée peut être automatique et irréprensible** quand elle se déroule durant un déplacement mais elle peut également être simulée en l'absence de déplacement. Ainsi **une simulation de la mise à jour égocentrée lors du rappel d'informations spatiales pourrait être une alternative à la carte allocentrée** pour la modélisation de la récupération en mémoire spatiale et en mémoire épisodique. Les protocoles expérimentaux utilisés actuellement en mémoire épisodique ne permettent cependant pas de tester cette dernière hypothèse.

Chapitre 5. Evaluation expérimentale de l'effet du processus de mise à jour égocentrée sur la récupération épisodique

A. Présentation générale des études

A.1. Objectifs

Le modèle de Gomez et collaborateurs fait reposer l'accès au souvenir sur une mémorisation du processus de mise à jour égocentrée en ligne automatique lors de l'encodage. C'est la mémoire de ce processus qui permettrait la re-crédation du souvenir épisodique associé à un état de conscience autoconsciente. Cependant, Gomez et collaborateurs ont manipulé dans leurs études (Gomez, Cerles, Rousset, Le Bas, & Baciú, 2013; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009) une mise à jour égocentrée particulière en demandant explicitement aux participants de la simuler lors de la phase test de la tâche spatiale. L'objectif de cette série d'études est donc double :

- (1) évaluer l'effet de mise à jour égocentrée (MJE) en ligne et automatique sur la mémoire épisodique
- (2) déterminer les paradigmes expérimentaux les mieux à même d'induire un processus de MJE automatique dans le cadre d'une tâche de mémoire épisodique.

A.2. Présentation des études

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 4, lors de l'apprentissage, le processus de MJE peut être divisé en deux composantes : il peut se dérouler en ligne lors d'un déplacement ou être simulé durant une tâche de mémoire spatiale à court terme. Dans les tâches proposées par Gomez et collaborateurs, les participants devaient refaire mentalement un trajet, ce qui faisait appel à la simulation d'une mise à jour égocentrée. Dans ce cas, l'effet de supériorité du contexte de traitement de la MJE pouvait être dû à la présence de processus nécessaires à la simulation similaires entre l'encodage et le test. Les études 5 et 6 ont donc testé l'effet de la mise à jour en ligne en elle-même, en utilisant une procédure en réalité virtuelle.

L'étude 5 est une adaptation des études de Gomez et al. (2009, 2013). Elle compare différents contextes spatiaux d'encodage (MJE vs. Allo) sur les performances dans des tâches de mémoire épisodique. La manipulation expérimentale du processus de MJE s'effectue via la visualisation d'une vidéo présentant un trajet à la première personne dans un environnement virtuel. Les participants doivent actualiser leur position par rapport aux éléments de l'environnement au fur et à mesure du trajet, puis indiquer à la fin du trajet où se trouve l'un des éléments par rapport à leur position finale. Ils n'ont donc pas à simuler un processus de MJE puisqu'ils n'ont ni à se projeter en arrière à un moment du trajet, ni à imaginer un déplacement.

L'étude 6 manipule les processus spatiaux lors de la phase de test d'une tâche de mémoire épisodique. La manipulation des deux processus spatiaux est similaire à celle de l'étude 5. L'hypothèse est que si le processus de MJE est impliqué lors de la re-crédation d'un évènement vécu, alors sa réalisation simultanément à une récupération épisodique devrait créer un effet d'interférence.

L'induction du processus de MJE dans les études 5 et 6 s'effectue uniquement via des informations visuelles. Or, nous avons vu, dans le chapitre 4, qu'il était difficile de déclencher une mise à jour automatique en l'absence d'informations proprioceptives et vestibulaires. Afin d'évaluer l'effet du processus de MJE en présence d'informations idiothétiques complètes, *l'étude 7* manipule le processus de MJE lors d'un déplacement réel. Cette étude s'inspire du paradigme de Simons & Wang (1998) qui permet de manipuler (1) le processus Allo avec une tâche de rotation mentale, (2) le processus de MJE avec une mise à jour des informations spatiales par rapport à soi lors d'un déplacement et (3) le processus égocentré statique (Ego) avec une tâche de maintien du point de vue initial lors d'un déplacement. Cette étude se base également sur un paradigme d'interférence en faisant effectuer un rappel de source simultanément aux trois tâches spatiales.

Les résultats de l'étude 7 mettent en évidence deux pistes qui sont explorées dans les études 8 et 9. Un effet d'interférence ayant été observé dans la condition de maintien des informations Ego de l'étude 7, *l'étude 8* reprend la procédure expérimentale de cette étude avec, en plus, une tâche d'imagerie mentale basée sur des connaissances d'ordre sémantique comme condition contrôle. L'objectif est de s'assurer que les effets d'interférence obtenus ne sont pas liés à des effets attentionnels mais bien à la spécificité de la récupération épisodique.

Cette étude n'inclut pas la condition spatiale de MJE car l'induction de la MJE dans cette condition pose problème quant aux processus sous-jacents impliqués. L'étude 8 est présentée dans l'article « Egocentric processing interferes with recollection ».

La manipulation du processus de MJE n'ayant pas été correctement effectuée dans l'étude 7, *l'étude 9* manipule à nouveau l'effet du processus de MJE lors de la récupération épisodique via un effet d'interférence mais en se basant, cette fois, sur la procédure de Farrell et Robertson (1998). L'avantage de cette procédure est qu'elle permet de s'assurer que le processus de MJE s'est effectué d'une manière automatique et irrépressible. L'objectif de cette étude est donc d'évaluer l'effet d'interférence de la mise à jour égocentrée en ligne automatique sur la récupération épisodique. L'étude 9 est présentée dans l'article « Automatic ongoing spatial-updating with self-motion interferes with episodic memory ».

B. Étude 5 : Evaluation de l'effet du contexte spatial d'encodage allocentré *versus* de mise à jour égocentrée lors de l'apprentissage de mots

Introduction

Les expériences de Gomez et collaborateurs ont montré une supériorité de l'encodage de mots dans un contexte de traitement spatial MJE vis à vis d'un traitement Allo, à la fois au niveau comportemental (Gomez, Rousset, & Baciú, 2009) et au niveau cérébral (Gomez, Cerles, Rousset, Le Bas, & Baciú, 2013). Les mots appris dans un contexte de traitement spatial MJE lors d'une tâche de rappel sont plus souvent rappelés et sont associés à un plus grand nombre de réponses R que les mots appris dans un contexte Allo. Des résultats similaires sont obtenus sur une tâche de reconnaissance et sur une tâche de rappel de source. De plus, au niveau cérébral, la reconnaissance de mots appris dans un contexte MJE s'accompagne de davantage d'activations cérébrales dans les aires pariétales médianes et latérales, contrairement aux mots appris dans un contexte Allo qui ne suscitent pas d'activations spécifiques.

Ces résultats appuient l'hypothèse selon laquelle les informations dérivées du processus de MJE sont mémorisées simultanément aux mots et que celles-ci jouent un rôle lors de la restitution ultérieure de ces mêmes mots, en facilitant l'accès à l'épisode original d'apprentissage (Gomez, Rousset, & Baciú, 2009). Cependant, ce résultat est critiquable puisque la tâche maximisant le processus de MJE ne nécessite pas de mettre à jour en ligne les positions des éléments de l'environnement vis-à-vis de soi en fonction de son déplacement, mais demande une projection de soi en arrière à un moment donné du trajet (Gomez et al, 2013) ou une simulation du trajet venant d'être effectué (Gomez et al, 2009). Le processus spatial de MJE induit dans ces expériences est donc plutôt un processus de simulation.

L'objectif de l'étude 5 est de tester l'impact de la réalisation d'un traitement de MJE en ligne par rapport à la réalisation d'un traitement Allo sur la mémorisation de mots, en se basant sur une induction du processus de MJE en réalité virtuelle. Cependant dans cette étude, le champ visuel a été considérablement agrandi afin de favoriser les caractéristiques automatique et irrépressible de la MJE en ligne (Riecke, Cunningham, & Bühlhoff, 2007). De plus, nous avons multiplié les tâches de récupération épisodique (rappel, reconnaissance, rappel de source, procédure RK et tâche de binding) afin de mieux préciser les aspects de la

récupération influencés par le traitement spatial. Nous nous attendons à ce que les mots appris lors de la tâche maximisant le processus de MJE soient mieux récupérés lors des tests de mémoire épisodique et soient associées à plus de réponses R.

Méthode

Participants

Vingt-sept étudiants en psychologie à l'Université Pierre Mendès France (18-26 ans, $m = 20$, $s = 1,78$, 5 hommes) ont participé à cette expérience en échange de crédits pour leurs examens.

Matériel & Procédure

L'expérience se déroule en deux phases : une phase d'apprentissage, durant laquelle des mots sont entendus, et une phase de récupération portant sur ces mêmes mots. La phase d'apprentissage consiste à réaliser deux tâches de mémoire spatiale maximisant des traitements spatiaux distincts (Allo et MJE), au cours desquelles des mots sont entendus. L'effet de ces différents contextes d'apprentissage est testé lors de la phase de récupération qui intervient environ 4h plus tard, avec une tâche de rappel libre, une tâche de reconnaissance, une procédure RK, une tâche de rappel de source et une tâche de binding.

1. Phase d'apprentissage

Lors de la phase d'apprentissage, l'expérience se déroule dans un box expérimental de 2 x 2,50 m. Les participants sont debout face à un écran de 3 x 2 m sur lequel sont projetés les stimuli utilisés pour les deux tâches de mémoire spatiale. Les tâches de mémoire spatiale s'effectuent à partir du logiciel EPRIME 2.0 (Psychological Software Tools, Pittsburg, PA). Un joystick, utilisé pour répondre aux tâches spatiales, est posé sur un support devant les participants. Pour chaque réponse, le logiciel enregistre les temps de réaction et les coordonnées XY du joystick.

Durant cette phase, les participants réalisent deux tâches de mémoire spatiale : une tâche de « carte », maximisant un processus Allo et une tâche de « navigation » maximisant un processus de MJE. Ces tâches s'effectuent toujours en 3 temps : (1) visualisation d'un film présentant un déplacement dans un environnement virtuel, (2) tâche de pointage, (3) restitution orale des mots entendus au cours du film.

Afin de réaliser les films utilisés dans les tâches spatiales, 16 environnements en 3D ont été créés en format Virtual Reality Markup Language (VRML). Chaque environnement représente une pièce de 150 x 150 x 3 m avec des murs blancs, des pavés au sol et un fort brouillard bleuté. Les éléments présents dans les environnements sont trois sphères de 1 m de diamètre (une bleue, une rouge et une verte) et quatre tours rouges d'un volume de 2 x 6 x 2 m. Ces éléments sont répartis sur un périmètre au sol de 20 x 20 m au maximum. Les positions au sol des sphères et des tours sont modifiées aléatoirement entre chaque environnement.

Les deux tâches de mémoire spatiale s'effectuent à partir de la visualisation de films présentant un déplacement au sein d'un environnement 3D. Chaque film est créé à partir d'un environnement différent, en enregistrant un trajet à l'aide du logiciel VRML-Prime (http://webu2.upmf-grenoble.fr/LPNC/membre_eric_guinet). Les environnements utilisés sont similaires entre les conditions Allo et MJE et les déplacements s'effectuent à la même vitesse. Chaque vidéo dure 30 s et montre successivement les trois sphères et les quatre tours. L'ordre d'apparition des sphères est fixe, d'abord la sphère bleue puis la verte et enfin la rouge. Le temps de présentation d'une sphère est de 4,4 s en moyenne ($ET = 1,27$) dans l'ensemble des conditions. À chaque présentation visuelle d'une sphère, les participants entendent un mot associé à cette sphère, qu'ils doivent mémoriser. À chaque vidéo, les participants ont à mémoriser trois mots associés aux trois sphères.

Les tâches de mémoire spatiale maximisant des processus spatiaux distincts, les vidéos présentées et les consignes diffèrent pour chacune des conditions (cf. Figure 24). Concernant la condition de MJE, les films présentés sont des trajets dans lesquels la caméra se déplace dans l'environnement depuis un point de vue à la première personne de type route. La présence d'un fort brouillard permet la visualisation d'une sphère par le participant seulement lorsque celui-ci passe à proximité. Cela permet d'éviter tout recours à des stratégies allocentrées en situant la position d'une sphère par rapport à une autre sphère à partir d'indices visuels. La tâche des participants est d'imaginer qu'ils sont réellement en train de se déplacer dans cet environnement et de retenir la position des sphères par rapport à leur propre position au cours du déplacement. À la fin de la vidéo, le dernier point de vue visionné lors du trajet se fige et une sphère colorée apparaît sur l'écran (bleue, rouge ou verte). La tâche des participants est de pointer avec le joystick dans la direction de la sphère à partir de la dernière position occupée au cours du trajet.

Concernant la condition Allo, les films présentés sont des trajets en vue aérienne (point de vue survol), montrant 5% de l'environnement à chaque instant. La consigne des participants

est de retenir les positions des trois sphères les unes par rapport aux autres. Autrement dit, les participants doivent créer une carte mentale contenant les positions des trois sphères. En fin de vidéo, la dernière vue se fige et deux sphères colorées (bleue, rouge ou verte) apparaissent sur à gauche et à droite de l'écran. Les participants doivent indiquer, en partant de la position de la sphère de gauche, la direction de la sphère de droite correspondante. Pour cela, ils doivent se référer à la carte mentale créée durant la vidéo.

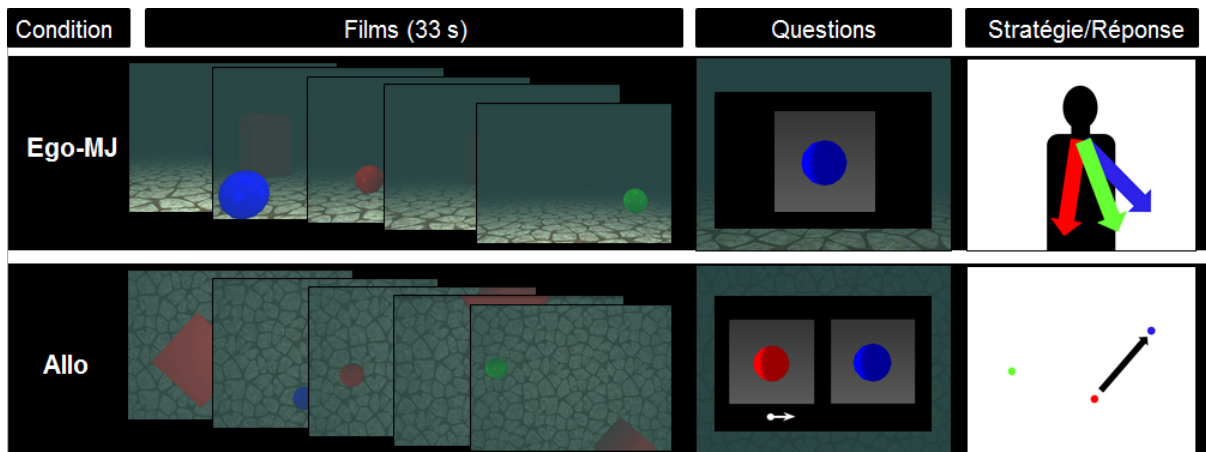


Figure 24 : procédure en fonction du type de tâche spatiale à réaliser. (1) Film d'environ 33 s, (2) suivi de la réapparition de la sphère à pointer. (3) Stratégie à employer en fonction de la tâche spatiale réalisée.

À chaque fois qu'une sphère est vue au cours du trajet, un mot est entendu simultanément. Les participants entendent donc 3 mots par vidéo. Ils doivent maintenir ces mots en mémoire à court terme pendant qu'ils réalisent la tâche spatiale. Après avoir répondu à la tâche spatiale avec le joystick, les participants doivent restituer à haute voix les 3 mots entendus. L'objectif de cette restitution est de vérifier que les mots ont été correctement encodés. L'expérimentateur présent durant le déroulement de l'expérience enregistre si les participants ont bien restitué les mots. Les mots entendus sont prononcés par une voix masculine neutre. Ils sont issus respectivement de trois catégories : (1) noms d'oiseaux, (2) noms de végétaux et (3) noms de mobiliers et d'objets d'intérieurs. Des noms de plats cuisinés sont utilisés lors de l'entraînement et durant les consignes. Les mots d'une même catégorie sont répartis de manière équivalente dans chacune des conditions expérimentales. La fréquence des mots, le genre et le nombre de syllabes sont équivalents dans les trois catégories ; ces paramètres ont été contrôlés à l'aide du site www.lexique.org. Les participants entendent 36 mots par condition expérimentale en phase test. Les mots sont contrebalancés entre les deux conditions expérimentales.

La phase d'encodage se déroule en trois temps : (1) *la consigne*, chaque condition expérimentale est expliquée aux participants avec un film servant d'exemple et expliquant la stratégie à adopter pour résoudre la tâche. Chaque film est montré deux fois pour familiariser les participants à la tâche et afin que l'expérimentateur soit sûr qu'ils aient bien compris les consignes. (2) *l'entraînement*, les participants effectuent 4 essais d'entraînement par condition expérimentale. L'expérimentateur leur donne oralement des feedbacks sur leurs réponses et vérifie les stratégies utilisées. (3) *la phase test*, les participants effectuent 12 essais par condition expérimentale, les conditions étant présentées de manière aléatoire. La phase d'encodage dure environ 45 minutes.

2. Phase de récupération

Les participants revenaient en moyenne 4 h plus tard, pour effectuer le test de récupération. Cette phase se déroule dans une pièce différente afin d'éviter tout effet de contexte lors de la récupération. Il s'agit d'un box de 1 x 1,50 m dans lequel les participants sont assis face à un écran d'ordinateur (Philips, 21 pouces) et répondent en cliquant sur un clavier numérique.

La récupération épisodique est testée avec quatre tâches : rappel libre, reconnaissance, rappel de source et binding (i.e., tâche testant le liage des éléments présents conjointement lors de l'épisode initial). Une procédure RK a été introduite dans les tâches de rappel libre et de reconnaissance pour distinguer les états de conscience associés à la récupération et déterminer si celle-ci s'accompagne d'un état de conscience autoconscient (réponse R) ou d'un sentiment de familiarité (Réponse K). Notre objectif étant d'observer l'effet des processus spatiaux sur la mémoire épisodique, nous sommes surtout intéressés par les réponses R.

La phase de récupération débute par une tâche de rappel libre. La consigne est de restituer oralement les mots entendus lors des tâches de mémoire spatiale. Afin de faciliter le rappel, le nom des catégories est fourni comme indice lorsque les participants ne trouvent plus aucun mot. Il est demandé aux participants de préciser si le rappel est associé à une réponse R ou K.

Dès la fin du rappel libre, débute une tâche de reconnaissance durant laquelle 48 mots sont présentés à la suite, aléatoirement. Parmi les 72 mots entendus lors de la phase d'apprentissage, 24 mots ont été sélectionnés (12 mots par condition) ; ils sont présentés en modalité visuelle à l'ensemble des participants. Nous n'avons pas présenté la totalité des mots appris en phase test afin de limiter la durée de la tâche de reconnaissance. Sur les 3 mots d'un essai d'encodage (i.e., entendus lors d'une vidéo), un mot a été sélectionné pour la tâche de reconnaissance en contrôlant l'ordre d'apparition. Vingt-quatre mots nouveaux sont

également intégrés à la tâche de reconnaissance afin de servir de distracteurs. Ils sont appariés aux mots appris par la fréquence, le genre, le nombre de syllabes et la catégorie.

La tâche de reconnaissance est associée à deux mesures : (1) une mesure de certitude, il est demandé aux participants d'évaluer le degré de certitude avec lequel ils pensent avoir entendu ou non auparavant l'item proposé (« Je suis sûr » vs « Je pense ») et (2) une procédure RK. Chaque reconnaissance d'item est également suivie d'une tâche de rappel de source dans laquelle les participants doivent indiquer dans quel type de tâche (Navigation vs Carte) ils pensent avoir entendu le mot à l'apprentissage. Ainsi, pour chaque mot reconnu lors de la mesure de certitude, un jugement RK est demandé, puis un rappel de source. Lorsqu'un mot est considéré comme n'ayant pas été entendu durant la mesure de certitude, un autre mot est présenté.

Suite à la tâche de reconnaissance, les participants effectuent une tâche de binding. Un mot ayant été entendu lors de la phase d'apprentissage est présenté en haut de l'écran. Les participants doivent alors indiquer, parmi les 3 mots proposés au-dessous, lequel a été entendu au cours de la même vidéo lors de la phase d'apprentissage. Parmi les 3 mots proposés, l'un des mots est la réponse juste, le second a été entendu dans la même condition spatiale mais dans une vidéo différente et le troisième mot est apparu dans la condition spatiale différente. Suite à cette réponse, il est demandé aux participants un jugement sur le degré de certitude associé à leur réponse (« je suis sûr », « je pense », j'ai répondu au hasard »).

La phase de récupération dure environ 30 minutes. À la fin de celle-ci, les participants sont interrogés sur les stratégies utilisées pour résoudre les tâches de mémoire spatiale durant la phase d'encodage. Ils sont ensuite débriefés sur les enjeux de l'expérience.

Plan expérimental

La variable d'intérêt est le type de processus spatial maximisé lors de l'apprentissage des mots (MJE vs Allo). Son effet est évalué sur plusieurs mesures : le nombre de mots rappelés, le nombre de mots reconnus, le nombre d'attributions de source correcte, le nombre de réponses correctes à la tâche de binding (cf. Tableau 5). Nous évaluons également si cet effet est modulé par l'état de conscience lors de la récupération (réponse R vs. K). Afin d'éliminer tout effet lié à la difficulté de la tâche lors de l'apprentissage, nous avons vérifié si les performances de pointage et les temps de réaction sont équivalents entre les deux tâches spatiales.

Résultats*1. Performances mnésiques**Performances en rappel*

Les participants rappellent en moyenne 10,61 mots sur les 72 mots appris ($s = 4,40$). Ils donnent en moyenne 1,42 mots nouveaux comme s'il s'agissait de mots appris (i.e., fausses alarmes). Les fausses alarmes ne pouvant pas être attribuées à un contexte spatial particulier, l'analyse s'est effectuée uniquement sur les mots correctement rappelés. D'une manière habituelle dans une tâche de rappel libre, on observe un effet de l'état de conscience, $F(1, 26) = 59,89$; $p < .001$; $\eta^2_p = 0.70$. Les participants rappellent plus de mots associés à une réponse R ($m = 9,08$, $s = 4,63$) que K ($m = 1,53$, $s = 1,30$). En revanche, il n'y a pas d'effet du contexte spatial, $F(1, 26) = 1,20$; $p = .28$; $\eta^2_p = 0.04$ (cf. Tableau 2), ni d'effet d'interaction Contexte spatial*Etat de conscience, $F(1, 26) = 2,84$; $p = .10$; $\eta^2_p = 0.09$.

Performances en reconnaissance

Les participants reconnaissent en moyenne 17 mots sur les 24 mots appris présentés ($s = 3,20$) et 5 mots sur les 24 mots nouveaux ($s = 2,38$). Le d' associé est de 1,36. Comme précédemment, l'analyse a été effectuée uniquement sur les bonnes reconnaissances. On n'observe pas d'effet de l'état de conscience associé, $F(1, 26) = 2,18$; $p = .15$; $\eta^2_p = 0.07$, ni du contexte spatial ($F < 1$) (cf. Tableau 2), ni d'effet d'interaction Contexte spatial*Etat de conscience ($F < 1$).

Performances en rappel de source

Une tâche de rappel de source suivait la reconnaissance d'un item, le participant devant indiquer le contexte spatial dans lequel il avait entendu le mot. L'analyse s'est effectuée sur les pourcentages de bonnes réponses afin de ne pas prendre en compte le nombre d'items reconnus associés. Les participants ont en moyenne 51 % de rappel de source correcte, leurs performances ne diffèrent pas du hasard (hasard = 0.50 ; $t(26) = 0.37$, $p = .71$). On n'obtient aucun d'effet de l'état de conscience associé ($F < 1$), ni du contexte spatial ($F < 1$) (cf. Tableau 2). En revanche, on trouve un effet d'interaction Contexte spatial*Etat de conscience significatif, $F(1, 26) = 7,08$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.21$. Une analyse par contraste a été menée afin de décomposer l'interaction Contexte spatial*Etat de conscience. L'objectif est d'observer si l'effet du contexte spatial sur le rappel de source diffère en fonction de l'état de conscience associé (R ou K). Les mots ayant été associés à une réponse R entraînent un plus grand nombre de rappels de source corrects s'ils ont été entendus dans un contexte MJE ($m = 61\%$, s

= 21%) que dans un contexte Allo ($m = 43\%$, $s = 30\%$), $F(1, 26) = 4,32$; $p < .05$. On ne trouve en revanche aucun effet de la condition spatiale pour les mots associés à une réponse K, $F(1, 26) = 3,09$; $p = .09$.

Une analyse supplémentaire a été réalisée afin de vérifier s'il n'existait pas de réponse systématique d'un type de contexte spatial qui pourrait sous-tendre l'effet d'interaction obtenu entre le contexte spatial et l'état de conscience. En effet, on peut supposer que si les participants répondent toujours « Navigation » pour les items reconnus associés à une réponse R, alors cela aurait pu augmenter artificiellement le nombre de bonnes réponses dans la condition contexte spatial MJE et le diminuer dans la condition Allo. Une ANOVA intra-sujet a donc été réalisée sur le nombre de mots appris reconnus avec pour facteurs l'Etat de conscience (réponse R ou K), le Contexte spatial (Allo ou MJE) et la Réponse au rappel de source (carte ou navigation). On n'observe pas d'effet significatif de la réponse au rappel de source, $F(1, 26) = 2,27$; $p = .14$; $\eta^2_p = 0.08$, les participants répondent autant carte que navigation lors de la tâche de rappel de source. Concernant les interactions que le facteur Réponse au rappel de source peut avoir avec les autres facteurs, on observe une interaction Etat de conscience*Réponse au rappel de source significative, $F(1, 26) = 5,23$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.17$. Les autres interactions ne sont pas significatives ($F < 1$). L'interaction Etat de conscience*Réponse au rappel de source n'est donc pas modulée par le contexte spatial lors de l'encodage. Ce résultat montre l'existence d'un biais de réponse systématique entre un état de conscience et une réponse particulière au rappel de source. L'analyse par contraste indique que les items ayant été reconnus avec un état de conscience auto-noétique (réponses R) sont significativement plus souvent jugés comme ayant été entendus lors de la tâche de navigation que lors de la tâche de carte, $F(1, 26) = 5,57$; $p < .05$. En revanche, on ne trouve aucune différence pour les items reconnus associés à une réponse K, $F(1, 26) = 1,03$; $p = .32$.

Performances à la tâche de binding

Les participants ont en moyenne 39 % de réponses correctes, ce qui diffère significativement du hasard (hasard = 0,33, $t(26) = 2,81$; $p < .05$). L'analyse s'est effectuée sur le nombre de réponses de binding correctes, en fonction du contexte spatial d'encodage et du degré de certitude associé à la réponse (« sûr », « peu sûr », « hasard »). On trouve un effet significatif du degré de certitude, $F(1, 26) = 5,23$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.17$, les participants ayant eu plus de réponse « peu sûr » ($m = 5,70$, $s = 2,32$) que de réponses « sûr » ($m = 2,04$, $s = 1,34$) ou « au hasard » ($m = 1,81$, $s = 1,69$). On ne trouve en revanche aucun effet du contexte

spatial lors de l'encodage ($F < 1$) (cf. Tableau 2), ni d'effet d'interaction Contexte spatial*Certitude, $F(1, 26) = 2,49$; $p = .09$; $\eta^2_p = 0.08$.

Tableau 2 : effet du contexte spatial d'encodage des mots en fonction de l'état de conscience associé (réponses R et K) sur les tâches de récupération (rappel libre, reconnaissance, rappel de source et binding). Les écart-types sont indiqués entre parenthèses.

Moyenne (Ecart-type)	Allo		MJE		Effet du contexte spatial
	Réponses R	Réponses K	Réponses R	Réponses K	
Nombre de rappels corrects (36/cond spatiale)	4,96 (2,66)	0,70 (0,87)	4,26 (2,26)	0,81 (0,80)	$p = .28$
Nombre de mots reconnus (12/cond spatiale)	4,85 (2,33)	3,74 (2,10)	4,78 (1,99)	4,04 (1,89)	$p = .62$
% de BR en rappel de source sur mots reconnus	42,9 % (33,9)	57,9 % (28,4)	59,2 % (22,1)	44,9 % (31,8)	$p = .76$
% de réponses « Navigation/Carte »	56 % / 44%	40 % / 60 %	57 % / 43 %	45 % / 55 %	
% de bonnes réponses en binding	39,5 % (18,3)		38,9 % (16,7)		$p = .89$

2. Performances aux tâches spatiales

L'objectif de ces analyses est de vérifier que les tâches spatiales (MJE et Allo) utilisées lors de l'encodage des mots donnent lieu à des performances équivalentes. Le participant n°7 a été écarté des analyses car, malgré la consigne de rapidité, il a mis en moyenne 10847 ms pour répondre, ce qui est supérieur à plus de 2 écart-types du temps de réponse moyen de l'ensemble des participants ($m = 3601$ ms, $s = 1688$ ms). L'analyse de l'effet de la tâche spatiale sur les erreurs d'angles montre un effet significatif de la tâche spatiale, $F(1, 25) = 6,37$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.20$. La tâche MJE ($m = 23,89^\circ$, $s = 6,52^\circ$) donne lieu à des erreurs d'angles inférieures à celles de la tâche Allo ($m = 33,23^\circ$, $s = 18,62$). Concernant les temps de réponses, l'effet de la tâche est également significatif, $F(1, 25) = 62,45$; $p < .001$; $\eta^2_p = 0.71$, les participants répondent plus vite lors de la tâche MJE ($m = 2839$ ms, $s = 683$ ms) que lors de la tâche Allo ($m = 3864$ ms, $s = 1081$ ms).

Discussion

Les résultats de cette expérience ne montrent aucun effet du contexte d'encodage sur les tâches de rappel libre, de reconnaissance et de binding. En revanche, il y a un effet du contexte spatial sur le nombre de bonnes réponses en rappel de source en fonction de l'état de

conscience associé à la reconnaissance du mot. Cependant cet effet est sous-tendu par un biais systématique des participants à répondre que le mot a été appris dans un contexte MJE lorsqu'un état de conscience auto-noétique (réponse R) accompagne la récupération. Ce dernier résultat est intéressant car il va dans le sens des études comportementales abordées dans le chapitre 1, indiquant qu'un point de vue acteur accompagne plus souvent la récupération en mémoire épisodique qu'un point de vue spectateur (Crawley & French, 2005; Libby, 2003). Dans cette expérience, les participants encodent des mots dans les deux conditions spatiales, dans des environnements similaires et relativement pauvres. Il est donc possible que le point de vue recréé lors d'un état de conscience auto-noétique soit un point de vue à la première personne de type route (comme dans la tâche de navigation), que celui-ci soit réellement rappelé ou seulement imaginé.

En résumé, nous ne trouvons pas d'effet du contexte spatial d'encodage sur les différents tests de mémoire épisodique. Le biais systématique obtenu en faveur d'une association entre point de vue de type route et réponse R, même s'il va dans le sens du modèle de Gomez et collaborateurs, est également congruent avec les modélisations de la mémoire épisodique mettant l'accent sur le point de vue acteur. Par conséquent, cette expérience ne permet pas d'abonder dans le sens des prédictions de Gomez et collaborateurs et plus important, elle ne réplique pas les résultats de Gomez et al. (2009). Malgré cette absence de réplication, les résultats ne permettent pas de trancher en faveur de l'interprétation selon laquelle l'effet dans l'expérience de Gomez et al. (2009) est dû à la présence d'une simulation de la MJE. En effet, plusieurs facteurs varient entre l'expérience de Gomez et al. (2009) et cette étude, comme notamment les tâches spatiales utilisées et l'imbrication des mots au sein des tâches. Ainsi, l'opérationnalisation des processus spatiaux dans cette expérience a pu engendrer des différences sur des processus non spatiaux (e.g., charge en mémoire de travail, niveau d'attention requis par exemple) pouvant influencer la mémorisation des mots (Blumenfeld & Ranganath, 2007; Naveh-Benjamin, Guez, & Marom, 2003) et donc ayant pu biaiser les résultats.

Manipuler deux contextes d'encodage spatiaux distincts pose le problème général des conditions d'encodage qui se doivent d'être identiques en tout point, hormis sur le facteur d'intérêt. Tester le modèle de Gomez et collaborateurs à partir d'une distinction à l'encodage soulève donc le problème de l'équivalence entre les tâches spatiales (en termes de difficulté, de coût attentionnel, de charge en mémoire de travail, etc.). Cela est d'autant plus important que l'introduction de l'apprentissage incident des mots, imbriqué dans les tâches spatiales, complexifie la procédure par rapport à celle utilisée dans l'expérience de Gomez et al. (2009).

L'apprentissage incident peut alors s'avérer d'autant plus sensible à des différences en termes de coût attentionnel par exemple. Une telle similitude dans l'opérationnalisation des deux tâches spatiales semble difficile à mettre en place. Afin de s'affranchir des difficultés liées à des différences expérimentales sur les conditions d'encodage, nous avons choisi de nous orienter vers la comparaison des effets d'interférence liés à la réalisation d'une tâche Allo ou MJE sur la récupération épisodique.

C. Étude 6 : Evaluation de l'effet de la réalisation d'un processus allocentré *versus* de mise à jour égocentrée lors de la récupération

Introduction

L'objectif de cette expérience est de départager l'effet de la réalisation d'un traitement de MJE par rapport à un traitement Allo lors d'une tâche de rappel de source. L'hypothèse sous-jacente se base sur un effet d'interférence. Elle suppose que si un processus est utilisé pour la récupération en mémoire épisodique, l'utilisation simultanée de ce même processus pour une tâche annexe devrait créer une interférence et ainsi entraîner une diminution des performances en récupération. Ce paradigme permet d'évaluer les rôles respectifs des processus Allo et de MJE lors de la récupération épisodique. De plus, il est possible de vérifier que cet effet d'interférence est restreint à la récupération épisodique en le comparant avec une récupération sémantique. Afin de s'assurer que la tâche de récupération épisodique fait appel uniquement à de la mémoire épisodique, nous avons utilisé une tâche de rappel de source et non de rappel ou de reconnaissance qui peuvent être réalisées sur la base de la familiarité.

Le modèle de Gomez et collaborateurs prédit un effet d'interférence lié à la réalisation d'un processus de MJE uniquement sur la récupération en mémoire épisodique. Les modèles classiques (Nadel & Moscovitch, 1998; O'Keefe & Nadel, 1978) sont en revanche moins clairs sur un éventuel effet d'interférence du processus Allo sur la récupération épisodique. En effet, la récupération d'un souvenir se basant sur la réactivation d'une carte cognitive, le processus Allo n'est pas nécessairement mis en œuvre lors de la récupération comme cela peut être le cas à l'encodage lors de la création de la carte cognitive.

Méthode

Participants

Trente et un étudiants en psychologie à l'Université Pierre Mendès France (18-24 ans, $m = 19.97$, $s = 1.40$, 4 hommes) ont participé à cette expérience en échange de crédits pour leurs examens.

Matériel et Procédure

L'expérience se déroule en 3 phases : (1) une phase d'apprentissage de mots, (2) une phase d'entraînement aux tâches spatiales, (3) une phase de double tâche dans laquelle les tâches de

récupération en mémoire épisodique et en mémoire sémantique s'effectuent simultanément à la réalisation des tâches spatiales.

L'expérience se déroule dans un box de 2,50 x 3 m. Les participants se tiennent debout face à un écran de 3 x 2 m sur lequel est projetée l'expérience. L'ensemble de l'expérience s'effectue avec le logiciel EPRIME 2.0. Les réponses aux tâches spatiales sont données avec un joystick placé devant les participants sur un présentoir. Les réponses aux tâches mnésiques sont données oralement. Un expérimentateur, présent durant la totalité de l'expérience, enregistre les réponses orales fournies. Le type de réponse et le temps de réponse sont enregistrés pour l'ensemble des tâches.

1. Phase d'apprentissage

La tâche consiste à apprendre quatre listes contenant 5 mots chacune. Une cinquième liste servant d'exemple est également créée. Les mots de la liste d'exemple appartiennent à la catégorie des meubles. Les mots des listes expérimentales appartiennent à la catégorie des végétaux. La fréquence des mots a été contrôlée à l'aide du site [lexique.org](http://www.lexique.org). L'ensemble des mots est de basse fréquence ($m = 2,82$, $s = 2,23$). La fréquence moyenne des mots, le genre, le nombre de syllabes et la catégorie sous-ordonnée (ex : fleur, arbre) sont équivalents entre les listes. Chaque liste est projetée sur la totalité de l'écran, les 5 mots apparaissant les uns sous les autres. L'ordre des mots dans la liste est fixé. Afin de faciliter le rappel de source ultérieur, plusieurs moyens ont été mis en œuvre afin d'augmenter la distinctivité des listes. Elles se différencient par l'ordre d'apparition (i.e., première liste apprise, dernière liste etc.) et par un fond coloré sur lequel apparaissent les mots à l'écran. Cinq fonds colorés ont été créés. Ils répondent aux critères suivants : que les fonds n'aient aucune relation sémantique avec les mots, qu'ils soient très distincts perceptivement et qu'ils puissent être nommables facilement. Juste avant l'apparition d'une liste, celle-ci est nommée en fonction du fond coloré présent : la liste d'exemple est nommée liste « dégradée » et les quatre listes expérimentales sont nommées respectivement « rond », « bruit », « couleur » et « encre ».

Avant le début de l'expérience, les participants sont informés qu'ils vont devoir apprendre des mots, présentés par listes de 5. Ils sont informés que des questions sur ces mêmes mots pourront leur être posées ultérieurement au cours de l'expérience. Il leur est indiqué que les mots de chaque liste vont apparaître sur des fonds colorés différents et qu'il faut prêter attention à ces fonds. Une première liste de mot est présentée en exemple afin de familiariser les participants avec la procédure ; les quatre listes de mots sont ensuite apprises les unes à la suite des autres. La phase d'apprentissage dure environ 10 min.

L'apprentissage d'une liste de mots débute par la présentation sur l'écran du nom de la liste pendant 3 s. Chaque liste est ensuite présentée une première fois durant 20 s, puis masquée. Les participants doivent alors effectuer une addition simple (ex : $21+14$) afin d'éviter l'autorépétition des mots vus. Ils doivent ensuite restituer les 5 mots de la liste oralement. Aucune consigne de temps n'est donnée. Lorsqu'un mot est oublié, l'expérimentateur indique au participant la place du mot manquant dans la liste comme indice de rappel. La procédure d'apprentissage est répétée une seconde fois afin de renforcer l'encodage des mots en mémoire. Juste après la seconde restitution des mots d'une liste, celle-ci réapparaît une dernière fois pendant 3 s. Elle est suivie d'un point de fixation durant 2 s, lui-même suivi du nom de la liste suivante.

2. Phase d'entraînement aux tâches spatiales

Après la phase d'apprentissage des mots, il est indiqué aux participants qu'ils vont devoir réaliser deux tâches spatiales différentes. Celles-ci sont adaptées des tâches utilisées dans l'expérience 5 qui ont été facilitées afin de permettre la réalisation simultanée d'une seconde tâche. La tâche spatiale maximisant un processus de MJE est à nouveau appelée tâche de « navigation », celle maximisant un processus Allo est à nouveau appelée tâche « carte ».

Les environnements virtuels créés ainsi que les films utilisés sont similaires à ceux de l'expérience 5 à une exception près : les participants voient apparaître seulement 2 sphères lors de la tâche « navigation », la sphère rouge ayant été enlevée pour diminuer le nombre d'éléments à retenir. La consigne donnée aux participants est similaire à celle de l'expérience 5 pour la tâche « navigation ». La consigne de la tâche « carte » a été simplifiée par rapport à l'expérience 5. Les participants sont toujours informés qu'ils doivent indiquer, en partant de la position de la sphère à gauche de l'écran, la position de la sphère apparaissant sur la droite. Cependant, la sphère de référence à partir de laquelle les participants doivent pointer est cette fois fixée. Il s'agit de la sphère rouge à partir de laquelle ils doivent pointer en direction de la sphère bleue ou de la sphère verte. Ce changement a permis d'homogénéiser le point de référence dans les deux tâches spatiales. Le point de référence est toujours, pour la tâche « navigation », le corps du participant et, pour la tâche « carte », la sphère rouge (i.e., un point de référence externe au participant). La modification de la tâche « carte » permet d'éviter d'avoir un point de référence variable (comme c'était le cas dans l'expérience précédente), ce qui rend les deux tâches spatiales plus semblables. Un exemple de chaque tâche est présenté deux fois. Les participants réalisent ensuite 2 essais d'entraînement sur chacune des deux

tâches. L'expérimentateur leur donne un feed-back sur leurs performances et vérifie leurs stratégies. Cette phase dure environ 15 minutes.

3. Réalisation des doubles tâches

Suite à l'entraînement aux tâches spatiales, les participants sont informés que, simultanément à la réalisation des tâches spatiales, ils vont devoir réaliser une autre tâche mnésique qui pourra être soit une tâche de rappel de source (nécessitant le recours à la mémoire épisodique), soit une tâche de catégorisation (nécessitant le recours à la mémoire sémantique).

Dans la tâche de rappel de source, les participants sont informés que, 10 s après le début de la vidéo visionnée pour la tâche spatiale, ils entendront un mot. Ce mot a été appris lors de la phase d'apprentissage. La tâche des participants est de se souvenir de la liste à laquelle appartenait ce mot parmi les 4 listes de l'apprentissage (rond, bruit, couleur, encre). Les mots entendus sont prononcés par une voix masculine. Les 20 mots appris sont entendus durant l'expérience. Les mots de la liste d'exemple sont réutilisés lors de l'entraînement et pour les exemples. Au moment de la réalisation de la tâche de rappel, le temps de rétention des mots est d'environ 20 minutes. Il s'agit donc bien d'une tâche de rappel en mémoire à long terme.

La tâche catégorielle est une tâche de catégorisation sémantique. Durant le visionnage de la vidéo utilisée pour la tâche spatiale, les participants entendent successivement 4 mots. Ils doivent trouver le mot « intrus », c'est-à-dire décider du mot n'appartenant à la même catégorie sous-ordonnée que les autres mots (e.g., parmi les mots lion, zèbre, loup, antilope, l'intrus est le mot loup car il n'appartient pas à la catégorie des animaux de la savane). Les mots entendus sont prononcés par une voie féminine pour éviter toute confusion avec les mots entendus dans la tâche de rappel de source. De plus, aucun des mots utilisés pour cette tâche n'a été appris lors de la phase d'apprentissage. La tâche a été créée de façon à ce qu'il ne puisse y avoir aucune ambiguïté sur la bonne réponse.

Quelle que soit la double tâche à réaliser, la procédure d'un essai suit toujours le même déroulement (cf. Figure 25). Au début de chaque essai, les participants sont prévenus des tâches qu'ils vont devoir effectuer (e.g., carte + rappel, navigation + catégorisation). La vidéo présentant le trajet pour la réalisation de la tâche spatiale démarre 2 s après. Durant le visionnage de la vidéo, les participants entendent soit 1 mot, soit 4 mots, selon qu'ils effectuent une tâche de rappel ou de catégorisation. Durant les 35 s de la vidéo, ils doivent réaliser simultanément la tâche spatiale (i.e., faire une carte mentale avec les positions des 3 sphères pour la tâche « carte » ou retenir les positions des sphères relativement à eux pour la

tâche « navigation ») et la tâche mnésique (i.e., trouver l'intrus pour la tâche de catégorisation ou se souvenir de la liste dans laquelle est apparu le mot pour la tâche de rappel de source). Dès que la vidéo s'arrête, les participants doivent d'abord répondre oralement à la tâche mnésique, puis indiquer leur degré de certitude (« Je suis sûr, je pense ou j'ai répondu au hasard »). L'expérimentateur enregistre les réponses sur un clavier numérique. Une fois que ces deux réponses sont données, la sphère à pointer pour la tâche spatiale est indiquée, les participants doivent alors donner leur réponse au joystick. Les participants ont pour consigne de répondre à l'ensemble des questions le plus vite possible.

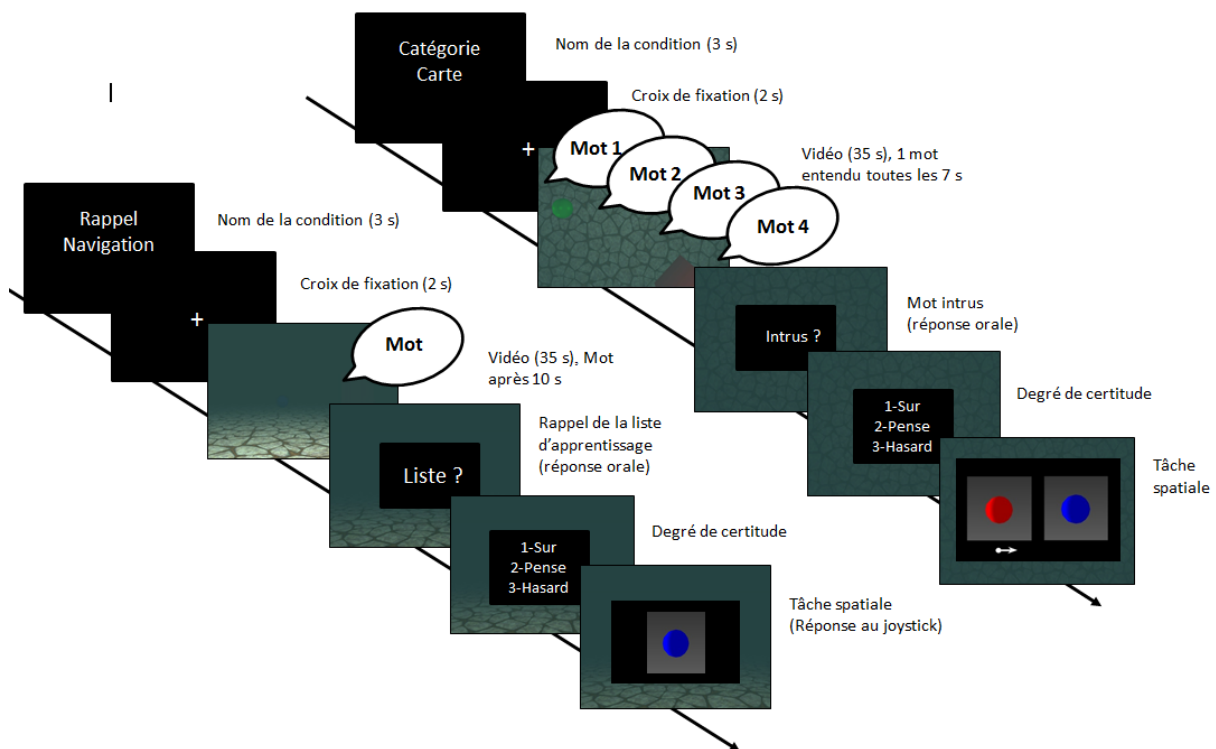


Figure 25 : exemples de procédures expérimentales lors de la réalisation des doubles tâches. À gauche : procédure lors de la double tâche Rappel + Navigation. À droite : procédure lors de la double tâche Catégorisation + Carte.

Les participants peuvent réaliser quatre doubles tâches différentes lors de l'expérience : Navigation & Rappel, Carte & Rappel, Navigation & Catégorisation, Carte & Catégorisation. Un exemple de chaque double tâche est présenté aux participants suite à l'explication des consignes de chacune d'entre elles. Les participants ont ensuite un entraînement au cours duquel ils réalisent 2 essais par double tâche, pour un total de 8 essais présentés de manière aléatoire. Lors de la phase expérimentale, ils effectuent 10 essais par double tâche, soit au

total 40 essais présentés de manière aléatoire. Cette phase dure environ 50 min, la durée totale de l'expérience est d'environ 1h15.

Plan expérimental

L'objectif de cette expérience est d'observer un effet d'interférence de la tâche spatiale sur les performances de rappel de source. De plus, l'objectif est de s'assurer que cet effet n'est pas lié à un phénomène attentionnel mais est bien lié à la spécificité de la récupération épisodique car l'effet d'interférence devrait être restreint à la tâche de rappel de source et ne devrait pas avoir d'effet sur la tâche de catégorisation. Pour tester cette hypothèse, deux facteurs sont analysés, le type de processus maximisé par la tâche spatiale (Allo vs. MJE) et le type de tâche mnésique (Rappel vs. Catégorisation). Leurs effets sur les tâches mnésiques sont évalués sur le nombre de réponses correctes, le nombre de réponses au hasard et les temps de réponse. L'effet de ces deux variables sur les performances aux tâches spatiales (i.e., erreurs de pointage et temps de réponse) est également évalué afin de voir si la réalisation de l'une ou l'autre des tâches mnésiques a pu perturber la réalisation d'une des tâches spatiales.

Résultats

Performances aux tâches mnésiques

Concernant la tâche de rappel de source, on obtient en moyenne 34% de bonnes réponses ($s = 13\%$). On observe des performances en rappel de source basses mais significativement supérieures au hasard (hasard = 25%, $t(30) = 4,12$; $p < .05$). Dans la tâche de catégorisation, on obtient en moyenne 86% de bonnes réponses ($s = 8\%$). Ces performances sont également supérieures au hasard, (hasard = 25%, $t(30) = 43,06$, $p < .05$). On n'observe pas d'interaction Tâche spatiale*Tâche mnésique ($F < 1$) (cf. Tableau 3), ni d'effet principal de la tâche spatiale, $F(1, 30) = 1,68$; $p = .20$; $\eta^2_p = 0.05$. Nous obtenons uniquement un effet de la tâche mnésique, $F(1, 30) = 406,29$; $p < .001$; $\eta^2_p = 0.93$, les participants ayant de meilleures performances sur la tâche de catégorisation que sur la tâche de rappel.

Afin d'évaluer l'état de conscience associé aux réponses des participants, l'analyse s'est également portée sur la proportion de réponses « hasard ». Cette proportion fait référence au nombre de fois où les participants pensent avoir échoué à réaliser la tâche mnésique, ce qui peut informer sur leur difficulté à réaliser simultanément les tâches spatiale et mnésique. On n'observe pas d'interaction Tâche spatiale*Tâche mnésique, $F(1, 30) = 2,31$; $p = .14$; $\eta^2_p = 0.07$ (cf. Tableau 3), ni d'effet principal de la tâche spatiale, $F(1, 30) = 1,98$; $p = .17$; $\eta^2_p = 0.06$. Nous obtenons uniquement un effet de la tâche mnésique, $F(1, 30) = 22,41$; $p < .001$;

$\eta^2_p = 0.43$, les participants donnant moins de réponses « hasard » sur la tâche de catégorisation ($m = 6 \%$, $s = 7 \%$) que sur la tâche de rappel ($m = 16 \%$, $s = 13 \%$).

Enfin, une analyse a été réalisée sur les temps de réponse. Les participants avaient pour consigne de réaliser la tâche mnésique pendant le visionnage de la vidéo et de répondre dès la fin de celle-ci. Si cela est bien le cas, alors le temps mis pour répondre devrait être équivalent entre ns les deux contextes spatiaux. Si en revanche, l'un des deux contextes spatiaux a gêné la réalisation de la tâche mnésique, alors il est possible que celle-ci ait parfois été effectuée après la vidéo, donc au moment de donner la réponse. Dans ce dernier cas, on devrait alors trouver une différence sur les temps de réponse. On obtient un effet principal de la tâche mnésique, $F(1, 30) = 38,11$; $p < .001$; $\eta^2_p = 0.56$, et un effet principal de la tâche spatiale, $F(1, 30) = 5,42$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.15$. Les participants répondent plus vite à la tâche de catégorisation ($m = 1676$ ms, $s = 405$ ms) qu'à la tâche de rappel ($m = 2088$ ms, $s = 564$ ms). Ils sont également plus rapides pour répondre suite à la réalisation d'une tâche Allo ($m = 1835$ ms, $s = 447$ ms) que d'une tâche MJE ($m = 1928$ ms, $s = 489$ ms). Ces deux effets principaux sont sous-tendus par un effet d'interaction Tâche spatiale*Tâche mnésique significatif, $F(1, 30) = 12,61$; $p < .01$; $\eta^2_p = 0.29$ (cf. Tableau 3). L'analyse des contrastes ne montre aucun effet des tâches spatiales sur les temps de réponses lorsque les participants effectuent une tâche de catégorisation, $F(1, 30) = 1,59$; $p = .21$. En revanche, il y a un effet significatif de la tâche spatiale lorsqu'ils répondent à la tâche de rappel de source, $F(1, 30) = 20,84$; $p < .001$. Les participants mettent significativement plus de temps à répondre à la tâche de rappel suite à la réalisation d'une tâche MJE que d'une tâche Allo.

Performances aux tâches spatiales

Concernant les erreurs de pointage, on n'observe pas d'interaction Tâche spatiale*Tâche mnésique ($F < 1$) (cf. Tableau 3), ni d'effet principal de la tâche mnésique, $F(1, 30) = 1,92$; $p = .17$; $\eta^2_p = 0.06$. Nous obtenons uniquement un effet de la tâche spatiale, $F(1, 30) = 25,18$; $p < .001$; $\eta^2_p = 0.46$, les participants commettant moins d'erreurs de pointage sur la tâche Allo ($m = 21,41^\circ$, $s = 7,02^\circ$) que sur la tâche de MJE ($m = 30,89^\circ$, $s = 9,18^\circ$).

Les résultats sur les temps de réponses aux tâches spatiales ne montrent pas d'effet d'interaction Tâche spatiale*Tâche mnésique ($F < 1$) (cf. Tableau 3), ni d'effet principal de la tâche mnésique ($F < 1$). Nous obtenons un effet principal de la tâche spatiale significatif, $F(1, 30) = 22,91$; $p < .001$; $\eta^2_p = 0.43$. Les participants mettent plus de temps pour répondre à la tâche Allo ($m = 2816$ ms, $s = 970$ ms) qu'à la tâche de MJE ($m = 2505$ ms, $s = 842$ ms).

Tableau 3 : effet des variables Tâche mnésique (Catégorisation et Rappel de source) et Tâche spatiale (Allo et MJE) sur les performances mnésiques et spatiales. Les écart-types sont indiqués entre parenthèses.

moyenne (ecart-type)	Catégorisation		Rappel de source		Valeur p de l'interaction
	Allo	MJE	Allo	MJE	
<i>Performances mnésiques</i>					
% BR	0,87 (0,10)	0,85 (0,10)	0,36 (0,13)	0,33 (0,19)	<i>p</i> = .83
% Hasard	0,06 (0,08)	0,06 (0,09)	0,14 (0,14)	0,19 (0,16)	<i>p</i> = .13
TR (ms)	1719 (487)	1632 (407)	1951 (512)	2225 (657)	<i>p</i> < .001
<i>Performances spatiales</i>					
Erreurs (degré)	19,99 (6,54)	30,18 (9,39)	22,84 (11,48)	31,59 (12,25)	<i>p</i> = .64
TR (ms)	2801 (1058)	2496 (877)	2832 (957)	2513 (836)	<i>p</i> = .91

Discussion

Les résultats de l'expérience 6 n'indiquent aucun effet d'interférence de la réalisation des tâches spatiales sur les performances aux tâches mnésiques (% de bonnes réponses et % de réponses « hasard »). En revanche, les résultats obtenus sur les temps de réponse aux tâches mnésiques montrent que les participants mettent plus de temps pour répondre à la tâche de rappel de source suite à la réalisation de la tâche de MJE que de la tâche Allo. Etant donné qu'aucune différence n'est trouvée sur la tâche de catégorisation, cet effet est spécifique à une récupération épisodique et ne peut pas être attribué à un effet attentionnel général. Cet effet sur les temps de réponse à la tâche de rappel de source peut expliquer l'absence d'effet d'interférence sur les bonnes réponses à la tâche de rappel. Malgré la consigne de rapidité au moment de donner la réponse, les participants ont pu générer un souvenir permettant de répondre à la tâche de rappel à ce moment-là, lorsqu'ils étaient moins sujets à l'interférence. Cet effet sur les temps de réponse est concordant avec le modèle de Gomez et collaborateurs, qui propose que la réalisation d'une tâche de MJE, lors d'une récupération en mémoire épisodique, devrait provoquer plus d'interférence que la tâche Allo. Ainsi les participants, n'ayant pu générer de point de vue particulier durant la réalisation de la tâche de MJE, donnent leur réponse une fois la réalisation de la tâche de MJE finie (suite à la vidéo), ce qui pourrait expliquer le temps plus long mis pour répondre.

Cependant, ces résultats sont à prendre avec précaution car les résultats sur les performances aux tâches spatiales indiquent que les deux tâches ne sont pas équivalentes en

termes de difficultés. En effet, la tâche de MJE s'effectue uniquement sur la base des informations visuelles, ce qui semble coûteux du point de vue des ressources attentionnelles si l'on se base sur les faibles performances à cette tâche. Cela est contraire aux propriétés du mécanisme de MJE présent lors d'un déplacement réel (Farrell & Robertson, 1998). Il semble ici que la mise à jour égocentrée ne soit que partielle⁹ et qu'elle nécessite donc d'être simulée pour compenser les indices sensoriels manquants. De plus, les performances en rappel sont relativement basses, ce qui indique que les participants ont éprouvé des difficultés à ré-accéder au moment vécu lors de l'encodage pour retrouver la liste d'appartenance du mot, et ce quelle que soit la tâche spatiale réalisée simultanément. Malgré ces limitations, les résultats de cette expérience indiquent un effet d'interférence lié au déroulement d'une mise à jour égocentrée en ligne. Cet effet est spécifique à la récupération épisodique. Cependant, étant donné la difficulté de la tâche de MJE et le fait que la mise à jour manipulée semble seulement partielle, il s'avère important de tester cet effet de la mise à jour lorsque celle-ci se déroule en présence d'informations idiothétiques complètes.

⁹ Il s'agit ici d'une simulation de mise à jour puisque les indices sensoriels nécessaires à une mise à jour réelle ne sont pas suffisants (absence d'indices vestibulaires et proprioceptifs) pour permettre son déroulement automatique. Il est donc nécessaire de simuler ces indices manquants et donc d'imaginer un déplacement pour mettre à jour sa position. Afin de ne pas induire de confusion avec la simulation de la mise à jour lors d'une tâche de mémoire (en l'absence de toute information de déplacement), nous parlerons de mise à jour partielle concernant la simulation d'une mise à jour en ligne sur la base d'informations visuelles seules.

D. Étude 7 : Manipulation de la mise à jour égocentrée en déplacement réel : évaluation de l'effet d'interférence sur une tâche de récupération

Introduction

L'objectif de l'étude 7 est de montrer un effet d'interférence de la MJE sur la mémoire épisodique dans la lignée de l'étude 6, mais en palliant certains des biais observés dans cette dernière étude. Un premier biais concerne les faibles performances à la tâche de rappel de source. Celle-ci va donc être facilitée en diminuant le nombre de listes, en variant les catégories utilisées et en augmentant la fréquence des mots à apprendre. De plus, la réponse à donner à la tâche mnésique s'effectuera simultanément à la réalisation de la tâche spatiale et non suite à celle-ci. L'objectif de cette manipulation est de mesurer plus directement l'impact du processus spatial sur le temps réel mis pour effectuer la récupération épisodique et d'éviter une séquentialité des traitements.

Un second biais particulièrement crucial concerne la nature du processus de MJE qui semble n'être que partiel dans l'étude 6. L'objectif de l'étude 7 est donc d'induire un traitement de MJE automatique grâce à un déplacement réel (fournissant donc des informations idiothétiques, proprioceptives et vestibulaires, en plus des informations visuelles). Pour cela, nous avons choisi d'adapter le protocole de Simons & Wang (1998) présenté dans la section C.3. du Chapitre 4. Les conditions utilisées sont les suivantes : déplacement du participant seul (condition MJE), rotation de la table seule (condition Allo) et rotations à la fois de la table et du participant (condition Ego¹⁰). La condition de déplacement du participant permet d'induire un processus de MJE. La condition avec la rotation de la table permet d'induire un traitement allocentré de l'espace par une tâche de rotation mentale de la configuration d'objets en train de tourner. En accord avec le modèle de Gomez et collaborateurs, nous posons l'hypothèse que la réalisation simultanée d'un processus de MJE devrait davantage interférer avec une récupération épisodique que la réalisation d'une tâche Allo. La condition incluant les déplacements de la table et du participant permet d'induire un maintien des relations égocentrées soi-objets pendant un déplacement. Si ce déplacement est automatiquement pris en compte, alors cette tâche devrait également interférer avec une récupération épisodique.

¹⁰ Cette condition peut être assimilée à la condition Ignorer de Farrell & Robertson (1998). Ce rapprochement sera discuté plus loin dans le manuscrit.

Méthode

L'expérience se déroule en trois étapes. Dans un premier temps, les participants ont appris des listes de mots. Ils ont ensuite effectué un entraînement sur des tâches spatiales. Puis, dans une phase de double tâche, ils ont effectué simultanément les tâches spatiales et une tâche de rappel de source.

Participants

Trente étudiants en psychologie à l'Université Pierre Mendès France (18-24 ans, $m = 19.97$, $s = 1,40$, 4 hommes) ont participé à cette expérience en échange de crédits pour leurs examens.

Matériel

L'expérience se déroule en deux temps. Les participants sont d'abord conduits dans une salle de 1 x 2 m pour réaliser l'apprentissage des listes de mots. Durant cette étape, ils sont assis devant un bureau et donnent leurs réponses oralement ; l'expérimentateur les enregistre manuellement. Puis, ils changent de pièce ; la suite de l'expérience se déroule dans une pièce de 2,50 x 2.50 m. Les participants sont debout face au dispositif expérimental qui est projeté sur le sol et qui forme un cercle de 1,5 m de diamètre. L'expérience est réalisée avec le logiciel EPRIME 2.0. Les participants donnent leurs réponses oralement ; celles-ci sont enregistrées automatiquement mais aussi manuellement par l'expérimentateur.

La tâche de mémoire épisodique utilise trois listes de 12 mots pour l'apprentissage. Les mots sont extraits du test RL/RI-48 (Adam et al., 2007). Chaque liste contient des mots de 12 catégories différentes (e.g., métier, insecte, fruit, poisson, etc.). Les listes de mots sont appariées sur les catégories utilisées, sur la fréquence (fournie par le site lexique.org), le nombre de syllabes et le genre. En moyenne, les mots utilisés ont une fréquence de 2.61 par million d'occurrences et sont constitués de 2.61 syllabes. Chaque liste de mots est imprimée sur une feuille de papier A4. Les 12 mots sont présentés les uns au-dessous des autres, avec la police Arial taille 26. Afin de renforcer la distinctivité de chaque liste, les mots de chaque liste sont surlignés dans une couleur particulière (jaune pour la 1^{ère} liste, rouge pour la 2^{ème} et verte pour la 3^{ème}). Durant la tâche de rappel de source, les mots sont présentés en modalité auditive. Ils sont prononcés par une voix masculine neutre. Afin d'éviter les effets de récence et de primauté, les premier et dernier mots de chaque liste sont utilisés en guise d'exemple et lors de l'entraînement.

La tâche spatiale est adaptée de la procédure de Simons et Wang (1998). Elle utilise des configurations spatiales toujours composés des trois mêmes objets familiers (un badge, une carte à jouer, une plaquette de médicament) placés sur une plateforme ronde de 1,5 m de diamètre avec un fond en texture bambou. Seule la position spatiale des objets est modifiée d'une configuration à l'autre. Cinq configurations sont créées pour l'entraînement et 10 pour la phase de double tâche. Les configurations d'objets sont masquées par un cache gris laissant apparent 10 cm en bordure de la table. Les configurations d'objets masquées effectuent ensuite une rotation. La moitié des rotations s'effectue dans un sens horaire et l'autre moitié dans un sens antihoraire. L'amplitude des rotations varie entre 100 et 160° et s'effectue à vitesse constante. Les rotations durent entre 25 et 32 secondes selon leurs amplitudes. Une configuration d'objets est créée pour la phase test dans laquelle un des trois objets change de place. Chaque configuration est associée à une seule amplitude de rotation et au déplacement d'un seul objet. Chaque configuration est utilisée trois fois, une fois dans chaque condition spatiale.

Procédure

L'expérience se déroule en trois phases : une phase d'apprentissage de liste, une phase d'entraînement sur les tâches spatiales seules et une phase de double tâche dans laquelle les participants réalisent simultanément les tâches spatiales et une tâche de rappel de source.

Durant la phase d'apprentissage de liste, les participants apprennent successivement trois listes de mots. Ils ont 90 s pour apprendre chaque liste qu'ils restituent ensuite oralement. L'expérimentateur coche les mots restitués. Afin de s'assurer que les participants connaissent bien tous les mots de chaque liste, cette procédure est répétée trois fois de la suite. Lors de la 3^{ème} restitution, l'ensemble des participants a réussi à restituer tous les mots de toutes les listes. Cette phase dure environ 20 min.

La phase d'entraînement aux tâches spatiales est constituée de 2 essais d'exemple et de 5 essais de test par condition expérimentale. Les essais se déroulent toujours de la même manière (cf. Figure 26). Les participants sont informés de la condition expérimentale dans laquelle ils se trouvent. La configuration d'objets apparaît pendant 12 s durant lesquelles les participants, toujours positionnés au même endroit, mémorisent les positions des objets. Les objets sont ensuite cachés. Puis la plateforme, eux-mêmes, ou les deux à la fois se déplacent. Un cercle passant progressivement de rouge à bleu indique le temps de rotation restant. Suite au déplacement, les objets réapparaissent et les participants doivent alors indiquer quel objet a été déplacé. Ils doivent répondre le plus rapidement et le plus précisément possible.

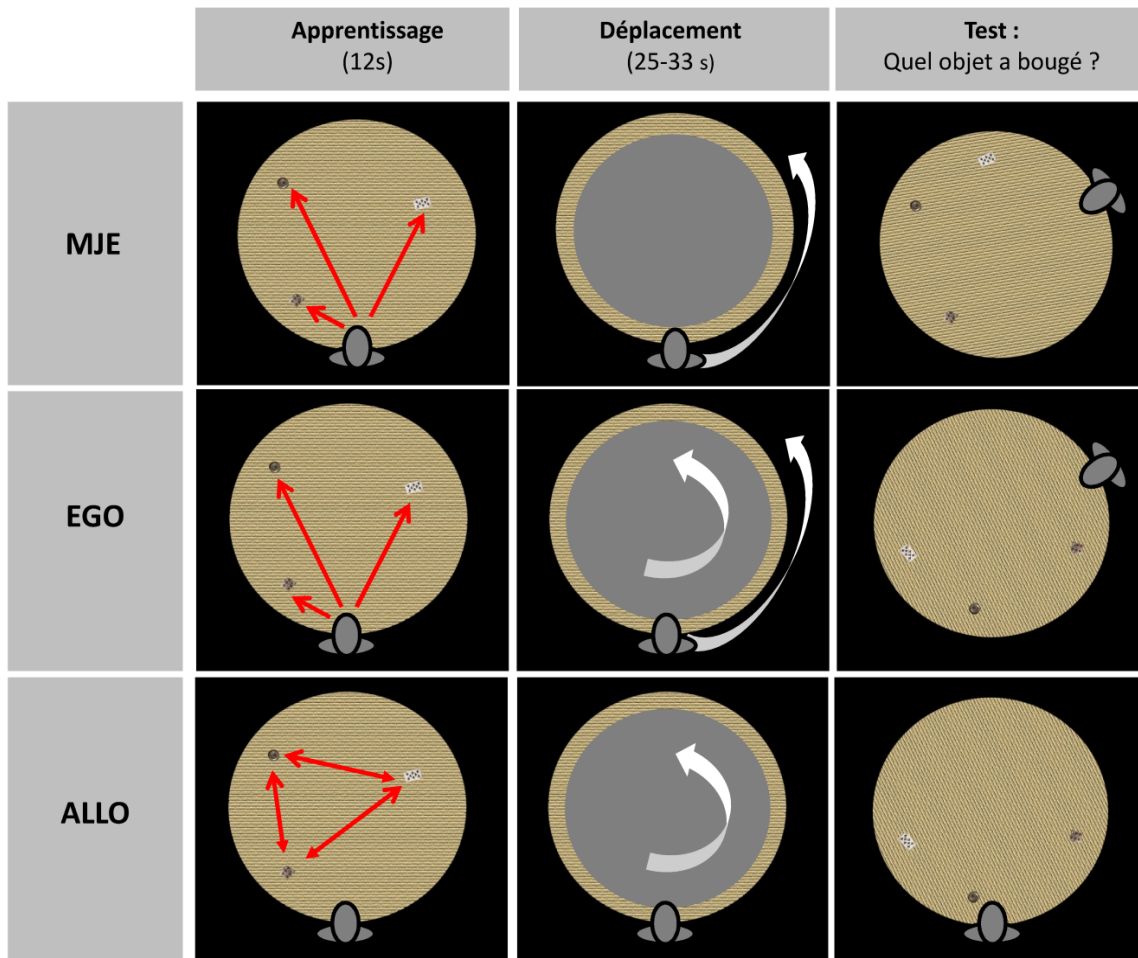


Figure 26 : procédure des tâches spatiales : mise à jour égocentrée (MJE), maintien égocentré (Ego) et tâche allocentrée (Allo). Chaque tâche se déroule en 3 étapes, une phase d'apprentissage des positions des objets, une phase de déplacement et de maintien en mémoire des informations spatiales, et une phase test au cours de laquelle les participants doivent indiquer l'objet ayant été déplacé.

Trois conditions expérimentales sont utilisées (cf. Figure 26). Elles diffèrent quant au déplacement effectué pendant que les objets sont masqués, et donc quant au codage spatial à réaliser lors de l'apprentissage. Dans la condition Allo, seule la plateforme tourne, obligeant les participants à se concentrer sur les relations objet-objet lors de l'apprentissage et nécessitant de leur part d'imaginer la configuration d'objets en train de tourner durant le déplacement de la plateforme. Dans la condition MJE, seuls les participants tournent autour de la plateforme. Ils doivent donc mémoriser les relations soi-objet lors de l'apprentissage et actualiser ces relations lors du déplacement. Dans la condition Ego, les participants et la plateforme tournent du même côté et avec la même amplitude, les participants ayant ainsi le même point de vue égocentré lors de l'apprentissage et du test. Par conséquent, ils doivent mémoriser les relations soi-objets lors de l'apprentissage et les maintenir en mémoire pendant

le déplacement. L'ordre de présentation des conditions expérimentales est aléatoire. Cette phase dure environ 20 min.

Suite à la phase d'entraînement, les participants sont informés qu'ils vont devoir réaliser ces mêmes tâches mais en effectuant simultanément une tâche de rappel de source portant sur les mots appris dans la première phase. Pour chaque condition expérimentale, les tâches spatiales se déroulent de la même façon que durant l'entraînement. La seule différence est qu'un mot est entendu 2 s environ après le début du déplacement. Les participants doivent alors indiquer, avant la fin du déplacement, si le mot a été appris dans la liste 1, 2 ou 3. Dès le déplacement terminé, ils répondent à la tâche spatiale, puis ils évaluent la certitude de leur réponse au rappel de source (« je suis sûr », « je pense », « hasard »). Sachant que le rappel de source s'effectue environ 30 minutes après l'apprentissage des listes (incluant le temps d'entraînement aux tâches spatiales et les consignes), il s'agit bien d'un rappel en mémoire à long terme. Chaque condition comprend un essai d'exemple pour la réalisation des doubles tâches, deux essais d'entraînement, puis 10 essais de test. En test, les conditions expérimentales sont présentées aléatoirement. Cette phase dure environ 40 minutes. La durée totale de l'expérience est d'environ 1h30.

Résultats

Performances en rappel de source

Les participants ont en moyenne 63.3 % ($s = 12.6$ %) de rappel de source correct, leurs performances étant significativement au-dessus du hasard (hasard = 0,33, $t(29) = 13,11$; $p < .05$). Ils répondent en moyenne en 6281 ms ($s = 2412$ ms). On ne trouve pas d'effet de la tâche spatiale réalisée simultanément, ni sur les % de bonnes réponses ($F < 1$), ni sur les temps de réaction ($F < 1$). Afin d'évaluer si les participants agissent différemment selon qu'ils donnent une réponse juste ou fausse au rappel de source, une ANOVA sur les temps de réaction avec la condition spatiale et l'exactitude de la réponse comme facteurs intra-sujets a été réalisée. L'objectif est de vérifier si la condition spatiale n'agit pas différemment en fonction du fait d'avoir réussi ou non à accéder à l'épisode d'apprentissage. On ne trouve pas d'interaction entre l'Exactitude de la réponse et la Condition spatiale ($F < 1$). En revanche, on trouve un effet principal de l'exactitude de la réponse, $F(2,26) = 16,75$; $p < .01$; $\eta^2_p = 0.39$, les participants étant plus rapides pour répondre correctement (bonnes réponses : $m = 5667$ ms, $s = 2106$ ms ; mauvaises réponses : $m = 7648$ ms, $s = 3527$ ms).

La tâche de rappel de source étant effectuée simultanément à la tâche spatiale, on peut supposer que si l'une des tâches spatiales partage un processus commun avec le rappel de

source, alors réussir la tâche spatiale devrait se faire au détriment de la réussite au rappel de source. Afin d'évaluer cette hypothèse, une ANOVA a été réalisée sur les performances à la tâche de mémoire en fonction de l'exactitude des réponses à la tâche spatiale (bonnes réponses spatiale vs. mauvaise réponse spatiale) et de la condition spatiale. Concernant les pourcentage de bonnes réponses en rappel de source, on ne trouve pas d'effet de l'exactitude des réponses à la tâche spatiale, $F(1, 15) = 1,45$; $p = .24$; $\eta^2_p = 0.09$, ni d'effet d'interaction Exactitude*Condition spatiale, $F(2,30) = 1,84$; $p = .18$; $\eta^2_p = 0.17$. Concernant les temps de réaction au rappel de source, on trouve un effet de l'exactitude des réponses à la tâche spatiale, $F(1, 15) = 5,83$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.28$, mais pas d'effet d'interaction Exactitude*Condition spatiale, $F(2,30) = 2,18$; $p = .13$; $\eta^2_p = 0.13$. Les participants répondent significativement plus vite au rappel de source s'ils se trompent ensuite à la tâche spatiale ($m = 5865$ ms, $s = 2581$ ms) que s'ils répondent correctement ($m = 6392$ ms, $s = 2548$ ms). Ces derniers résultats sont cependant à prendre avec précaution étant donné le faible taux de mauvaises réponses dans les conditions spatiales MJE (nombre = 61) et Ego (nombre = 61) par rapport à la condition Allo (nombre = 99), qui a entraîné la non prise en compte de plusieurs participants dans l'analyse statistique.

Performances spatiales

La présence d'un rappel de source devrait interférer avec la réalisation des tâches spatiales si celles-ci partagent des processus communs. Afin de tester cette hypothèse, une série d'analyses exploratoires ont été menées en comparant notamment les performances spatiales en fonction de la phase expérimentale. Les performances devraient baisser dans la situation de double-tâche par rapport à la phase d'entraînement. De même, l'exactitude de la réponse au rappel de source devrait avoir un effet sur les performances spatiales.

Lors de l'entraînement, le taux moyen de bonnes réponses est de 82.2 % ($s = 13$ %) et le temps de réponse moyen de 4407 ms ($s = 1682$ ms). En situation de double tâche, les participants ont en moyenne 75,1 % ($s = 16$ %) de bonnes réponses et répondent en 4746 ms ($s = 1493$ ms). Les ANOVA réalisées sur le pourcentage de bonnes réponses aux tâches spatiales révèlent un effet principal de la phase expérimentale $F(1, 29) = 7,68$; $p < .01$; $\eta^2_p = 0.21$, les participants donnent plus de bonnes réponses en phase d'entraînement qu'en double tâche. On trouve également un effet significatif de la condition spatiale, $F(2, 58) = 4,17$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.12$. N'ayant pas d'hypothèse a priori sur la difficulté des trois tâches spatiales, un test de comparaison a posteriori, le HSD de Tukey a été effectué. Il indique que les participants ont significativement moins de bonnes réponses dans la condition Allo que dans

la condition Ego ($P < .05$). En revanche, les performances sont similaires entre les conditions Allo et MJE ($P = .15$) et entre les conditions MJE et Ego ($P = .61$). On trouve un effet d'interaction Condition spatiale*Phase expérimentale significatif, $F(2, 58) = 3,77$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.13$. Une analyse par contraste a été effectuée afin d'évaluer l'effet de la présence de la tâche de rappel sur les tâches spatiales (cf. Figure 27A). Les résultats indiquent qu'il y a significativement moins de bonnes réponses en situation de double tâche que lors de l'entraînement dans les conditions Allo, $F(1, 29) = 11,28$; $p < .01$, et Ego, $F(1, 29) = 4,57$; $p < .05$. On ne trouve en revanche aucune différence entre les situations d'entraînement et de double tâche dans la condition MJE ($F < 1$).

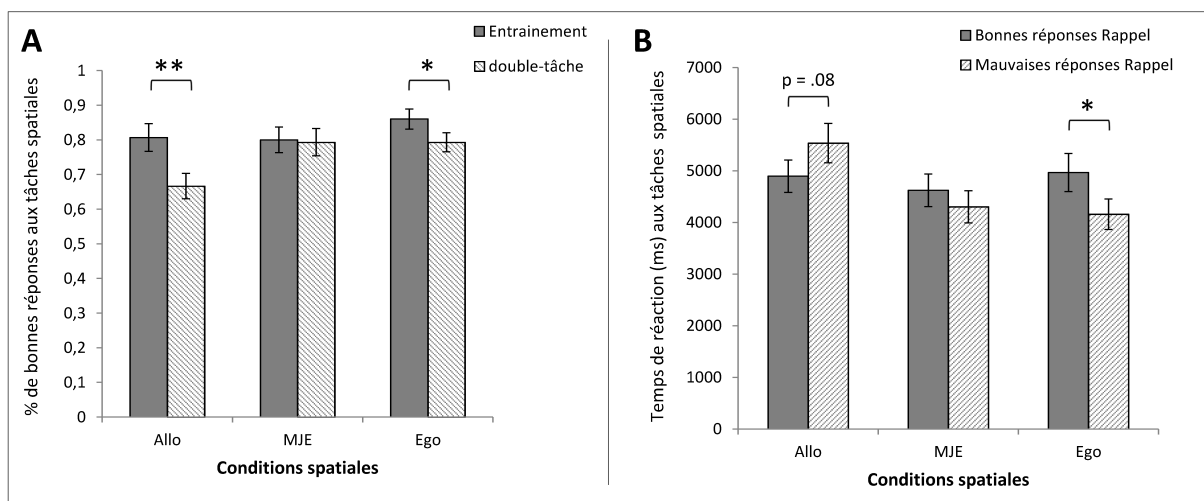


Figure 27 : **A.** Pourcentage de bonnes réponses à la tâche spatiale (et erreurs-type) en fonction de la phase expérimentale et de la condition spatiale. **B.** Temps de réaction (et erreurs-type) à la tâche spatiale en condition de double tâche, en fonction de la condition spatiale et de l'exactitude des réponses à la tâche de rappel.

Les ANOVA réalisées sur les temps de réaction aux tâches spatiales ne révèlent pas d'effet de la phase expérimentale $F(1, 29) = 2,14$; $p = .15$; $\eta^2_p = 0.07$, ni d'effet d'interaction Condition spatiale*Phase expérimentale, $F(2, 58) = 2,07$; $p = .13$; $\eta^2_p = 0.07$. On trouve en revanche un effet significatif de la condition spatiale, $F(2, 58) = 9,46$; $p < .01$; $\eta^2_p = 0.25$. Un test de comparaison a posteriori, le HSD de Tukey, indique que les participants sont significativement plus lents pour répondre dans la condition Allo que dans les conditions MJE ($P < .01$) et Ego ($P < .001$) mais que les temps de réaction ne diffèrent pas entre les conditions MJE et Ego ($P = .83$).

Afin d'évaluer l'effet de l'exactitude de la réponse à la tâche de rappel de source sur la tâche spatiale, une ANOVA intra-sujet a été réalisée sur les performances aux tâches

spatiales. Cette ANOVA utilise comme facteurs l'exactitude des réponses au rappel de source (bonne réponse vs. mauvaise réponse) et la condition spatiale. Concernant les pourcentages de bonnes réponses dans les tâches spatiales, on ne trouve pas d'effet de l'exactitude des réponses au rappel de source, $F(1, 26) = 1,23$; $p = .27$; $\eta^2_p = 0.04$, ni d'effet d'interaction Exactitude*Condition spatiale, $F(2, 52) = 1,62$; $p = .21$; $\eta^2_p = 0.06$. Concernant les temps de réaction aux tâches spatiales, on ne trouve pas d'effet principal de l'exactitude des réponses au rappel de source ($F < 1$), mais on trouve d'une manière intéressante un effet d'interaction Exactitude*Condition spatiale significatif, $F(2, 52) = 3,81$; $p < .05$; $\eta^2_p = 0.13$ (cf. Figure 27B). La décomposition de cette interaction indique que les participants sont significativement plus lents pour répondre dans la condition Ego s'ils ont répondu correctement à la tâche de rappel de source que s'ils ont donné une réponse incorrecte, $F(1, 26) = 5,15$; $p < .05$. À l'inverse, dans la condition Allo, les participants semblent plus lents pour répondre s'ils se sont trompés auparavant à la tâche de rappel de source, $F(1, 26) = 3,31$; $p = .08$, cet effet échouant cependant de peu à atteindre le seuil de significativité. Enfin, on ne trouve aucun effet de la réponse au rappel de source sur les temps de réaction dans la condition MJE ($F < 1$).

Discussion

L'objectif de cette étude était d'évaluer l'effet d'interférence lié à la réalisation d'un traitement de MJE sur une tâche de mémoire épisodique. L'hypothèse était que si ces deux processus ont les mêmes bases, alors on devrait observer un effet d'interférence dû à leur réalisation simultanée. Nous avons cherché à évaluer cet effet d'interférence en condition de MJE en le comparant aux effets d'interférence liés à la réalisation simultanée d'un maintien de relations égocentrées lors d'un déplacement (condition Ego) et lors d'une tâche allocentrée (condition Allo).

Les résultats aux tâches spatiales indiquent que les participants ont plus de facilité en général pour réaliser les tâches Ego et MJE que la tâche Allo. Cela permet de supposer que la tâche Allo nécessite plus de ressources cognitives que les autres tâches, ce qui réplique les résultats obtenus par Simons & Wang (1998). Concernant l'effet d'interférence lié à la réalisation des tâches spatiales sur le rappel de source, les performances au rappel de source sont similaires, quelle que soit la tâche spatiale réalisée. Cette absence d'effet sur les performances de mémoire épisodique peut être due au fait que les participants en situation de double tâche réalisent en priorité la tâche de rappel au détriment des tâches spatiales. Dans ce

cas, si l'une des tâches spatiales partage des processus communs avec le rappel de source, alors les performances dans cette tâche spatiale devraient baisser en situation de double tâche.

Afin d'explorer cette possibilité, nous avons réalisé des analyses complémentaires en comparant la situation d'entraînement à celle de double tâche, ainsi qu'en évaluant l'effet d'un rappel de source correct versus incorrect sur les performances spatiales. L'objectif de ces analyses était de rechercher des indices en vue d'expériences à venir. L'analyse des performances spatiales indique que les temps de réponses en double tâche augmentent par rapport à l'entraînement, uniquement dans les conditions Allo et Ego. Il semble donc que la récupération d'un événement épisodique ne gêne pas la réalisation de la tâche de MJE. Concernant les effets trouvés sur les tâches Allo et Ego, l'analyse des temps de réponses en fonction de l'exactitude des réponses au rappel de source permet d'éclairer différemment ces deux effets d'interférence. Dans la condition Allo, les temps de réponses en situation de double tâche tendent à être plus longs lorsque les participants se sont trompés en rappel de source. Or, les participants ont également des temps plus longs pour répondre en rappel de source lorsqu'ils se trompent. Par conséquent, l'effet d'interférence trouvé dans la condition Allo pourrait être dû à un effet attentionnel. La tâche Allo étant coûteuse cognitivement par rapport aux autres tâches, l'ajout d'un rappel de source simultané a pu lui enlever encore des ressources attentionnelles. Bien que cet effet d'interférence soit à prendre avec précaution puisqu'il échoue à atteindre le seuil de significativité, son interprétation va dans le sens d'un effet attentionnel lié au partage des ressources cognitives entre les deux tâches. Ainsi, ce problème de répartition des ressources cognitives entre les deux tâches est plus important lorsque les participants éprouvent des difficultés dans la tâche de rappel de source. À l'inverse, l'effet d'interférence obtenu dans la condition Ego semble être présent dans le cas où les participants ont donné une bonne réponse au rappel de source. Cet effet d'interférence peut donc difficilement être expliqué par un effet attentionnel, et ce d'autant plus que la réalisation de la tâche Ego semble relativement aisée. Le fait que la présence d'un rappel de source correct interfère sur les performances à la tâche Ego laisse penser que seule la présence d'une réelle évocation épisodique (donnant ainsi lieu à une bonne réponse en rappel de source) interfère avec la tâche Ego. Ce dernier résultat suggère ainsi que le processus de maintien d'un point de vue Ego lors d'un déplacement partagerait des processus communs avec la récupération épisodique.

En résumé, les résultats de cette étude semblent indiquer que, plutôt que le processus de MJE, c'est davantage la mise en mémoire d'informations égocentrées et leur maintien qui seraient impliqués dans la mémoire épisodique. Cette conclusion est cependant à considérer

avec prudence car la situation expérimentale Ego comprend à la fois la réalisation d'un processus de mise à jour due à la présence du déplacement et l'inhibition de ce même processus due à la nécessité de maintenir les relations égocentrées mémorisées initialement. On pourrait ainsi rapprocher cette situation de la condition Ignorer utilisée dans la procédure expérimentale de Farrell et Robertson (1998) dans laquelle les participants, suite à un mouvement, doivent pointer depuis leur positions de départ comme s'ils n'avaient pas bougé. Ces auteurs ont ainsi montré qu'une simulation imaginée du déplacement de son corps dans l'espace pouvait être impliqué dans cette condition pour réaliser la tâche de pointage. Il faut cependant remarquer que dans la situation présente, les participants peuvent s'appuyer sur un support visuel lors de la réponse, alors que dans l'étude princeps de Farrell et Robertson (1998) ce support visuel était absent lors de la réponse. Il n'est donc pas sûr que la réponse soit liée à une simulation du processus de MJE car, comme le montre Riecke, Cunningham et Bühlhoff (2007), la présence de ce support visuel pourrait suffire à réactualiser la position.

Le modèle de Gomez et collaborateurs postule un lien fonctionnel fort entre le processus de MJE et la récupération épisodique mais l'absence d'effet dans la condition MJE semble difficilement conciliable avec cette proposition. Cependant, les entretiens réalisés suite à l'expérience ont révélé que, malgré les consignes données, beaucoup de participants n'ont pas utilisé un processus de MJE dans cette condition. Dans la condition MJE, plusieurs participants ont utilisé une stratégie allocentrée en apprenant la position des objets sur la plateforme par rapport aux éléments saillants de la pièce (e.g., « la carte est placée du côté de la porte et les médicaments sont du côté de l'ordinateur»). En effet, comme la condition MJE est la seule condition où la plateforme ne se déplaçait pas, les positions des objets relativement à la pièce expérimentale restaient constantes. Bien que la pièce ait été plongée dans le noir pour éviter un tel effet, les participants avaient des connaissances sur l'agencement de la pièce puisqu'ils l'avaient vue éclairée avant de commencer l'expérience et qu'ils débutaient toujours les essais depuis la même position. L'utilisation d'une stratégie allocentrée dans cette condition avait déjà été mise en évidence dans une étude de Burgess et collaborateurs (Burgess, Spiers, & Paleologou, 2004 voir aussi Burgess, 2006). Il est donc possible que l'absence d'effet d'interférence de la tâche de MJE sur le rappel de source soit due à une mauvaise induction du processus de MJE, liée au dispositif expérimental. Ainsi, au lieu de reposer sur une appréhension égocentrée de l'environnement (comme c'est le cas dans la tâche Ego), la condition MJE reposerait sur une appréhension allocentrée basée sur les repères extérieurs, ce qui, selon le modèle de Gomez et collaborateurs, ne devrait pas interférer avec une récupération épisodique.

Pour conclure, cette étude ne permet pas d'apporter des résultats clairs, directement compatibles avec le modèle de Gomez et collaborateurs. Elle a cependant permis de dégager deux axes intéressants qui seront explorés dans les études 8 et 9. L'étude 8 explorera l'effet d'interférence obtenu dans la condition Ego par rapport à la condition Allo alors que l'étude 9 se centrera sur une nouvelle manipulation du processus de MJE.

E. Étude 8 : Effet du maintien d'un codage égocentré sur la récupération épisodique (article 3)

Article : Egocentric processing interferes with recollection

Résumé de l'étude 8

Objectifs

Les résultats de l'étude 7 indiquent que le rappel de source perturbe le maintien de relations égocentrées lors d'un déplacement (condition Ego) et la rotation mentale d'une configuration d'objets (condition Allo). Notre interprétation est qu'un effet attentionnel pourrait sous-tendre l'effet d'interférence trouvé dans la condition Allo alors que le partage d'un processus commun avec la mémoire épisodique pourrait sous-tendre l'effet d'interférence trouvé dans la condition Ego. L'objectif de l'étude 8 est de préciser cette différenciation d'effet du rappel de source sur les traitements allocentré et égocentré. Pour ce faire, plusieurs changements dans la procédure ont été introduits entre l'étude 7 et l'étude 8.

(1) Le premier changement concerne la consigne donnée lors de la double tâche. En effet, dans l'étude 7, nous n'avons pas obtenu d'effet des tâches spatiales sur les performances en rappel de source. Il est possible que cette absence d'effet soit due au fait que les participants étaient fortement engagés dans la réalisation du rappel de source au détriment de la tâche spatiale. Afin d'éviter cette centration, les consignes spécifient de ne pas privilégier la réalisation de l'une des tâches par rapport à l'autre.

(2) Pour pouvoir augmenter le nombre d'essais, tant lors de l'entraînement que lors de la double tâche, seules les conditions d'intérêt Allo et Ego sont conservées. La condition MJE a été supprimée car sa réalisation pouvait être liée à diverses stratégies, et notamment à une stratégie allocentrée basée sur les repères extérieurs du fait de l'absence de mouvements de la table et de l'environnement (Burgess, Spiers, & Paleologou, 2004).

(3) Afin de contrôler si les effets d'interférences obtenus dans l'étude 7 sont dus à des effets attentionnels ou à la spécificité des mécanismes de récupération épisodique, une autre tâche mnésique a été réalisée simultanément aux tâches spatiales par la moitié des participants. Il s'agit d'une tâche de mémoire sémantique nécessitant l'utilisation de processus d'imagerie. Ainsi, un effet d'interférence de la condition Ego trouvé uniquement sur le rappel de source pourra bien être attribué à la spécificité de la récupération épisodique. De plus, le modèle de Buzsáki et Moser (2013) propose que le traitement allocentré partage des processus

communs avec la mémoire sémantique, ce qui permet également de supposer un effet d'interférence de la condition Allo sur la tâche de mémoire sémantique.

Synthèse de la méthode

En terme de méthodologie, l'étude reprend à l'identique le protocole et le matériel mis en place dans l'étude 7, mais avec seulement deux tâches spatiales à réaliser, les tâches Allo et Ego. Le type de tâche mnésique à réaliser (épisodique ou sémantique) simultanément aux tâches spatiales est introduit comme facteur inter-sujet. La consigne insiste dorénavant plus sur la nécessité de ne pas privilégier la réalisation d'une tâche par rapport à l'autre dans la situation de double tâche.

Synthèse des résultats

L'analyse des résultats sur les temps de réponses et les erreurs d'angle aux tâches spatiales indiquent que les deux groupes de participants ont de meilleures performances dans la condition Ego que dans la condition Allo, comme cela avait été trouvé dans l'étude 7. Concernant les performances aux tâches de mémoire, on trouve cette fois-ci un effet des tâches spatiales. Les résultats indiquent que les participants sont plus lents en rappel de source lorsqu'ils effectuent simultanément la tâche Ego que la tâche Allo. À l'inverse, ils sont plus lents pour répondre à la tâche sémantique lorsqu'ils effectuent simultanément la tâche Allo que la tâche Ego.

Ces résultats indiquent que, bien que le traitement Ego soit plus facile à effectuer et ne gêne pas la réalisation d'une tâche de mémoire sémantique, il rend la récupération d'un événement vécu plus difficile. À l'inverse, la réalisation d'une tâche Allo perturbe davantage la tâche sémantique, suggérant que l'effet d'interférence en situation de double tâche, trouvé dans l'étude 7, était bien dû à un effet attentionnel. Ces résultats sont en faveur d'un lien fonctionnel entre la récupération épisodique et le traitement égocentré de l'espace.

Egocentric spatial processing interferes with recollection

Mélanie Cerles¹², François Foester¹, Stéphane Rousset¹²

¹Univ. Grenoble Alpes, LPNC, F-38000 Grenoble, France

²CNRS, LPNC, F-38000 Grenoble, France

Abstract

Remembering is the ability to consciously relive a past event. It relies on spatial processes able to reconstruct a coherent and specific viewpoint of the past event. The exact spatial processes involved in remembering remain however unclear. In the present study, we compared the interference effects of two likely candidates, namely the egocentric and allocentric spatial processes, on remembering performance. The spatial task was adapted from Simons and Wang's (1998). Participants learned first an object layout followed by either a rotation of both the participant and the layout or a rotation of the layout alone, and then they had to indicate which object of the layout had moved. During the spatial task, participants could either maintain an egocentric viewpoint in memory while moving (egocentric process), or perform a mental rotation (allocentric process). Participants' performance was evaluated along the spatial tasks with either a source-recall task or a control semantic task. Results indicated that participants responded faster and greater to the spatial task when they maintained an egocentric spatial viewpoint than when they performed a mental rotation. Reaction times in the source recall task were however longer when participants used an egocentric point of view while moving, than when they had to perform a mental rotation. Conversely, participants responded slower in the semantic task when they had to perform a rotation task simultaneously. These results indicate that, although an egocentric spatial process is the easiest to perform, it specifically makes remembering more difficult than an allocentric spatial process. Therefore, the egocentric process is more likely to be involved predominantly in remembering, and in the mental recreation of an initial event.

Key words: Episodic memory, Space processing, Allocentric, Egocentric, Source recall, Interference

Introduction

Episodic memory is the ability to remember personal past events that happened in a specific time and space, the “what”, “when” and “where” components (Tulving, 1985). This definition has recently significantly evolved to focus on the phenomenological experience of remembering. Episodic memory is now defined as the ability to mentally travel in the past, and is centered on three main attributes, the self, the subjective time and the autothetic consciousness (Tulving, 2001, , 2002). The involvement of the hippocampus in both episodic memory and spatial processes has led to the proposal that episodic memory could be grounded on spatial processes (Byrne, Becker, & Burgess, 2007; Nadel & Moscovitch, 1998; O'Keefe & Nadel, 1978). A debate, however, still exists about the kind of spatial processing at play during remembering. The aim of the present study is to assess the nature of the spatial processes involved in episodic memory, by comparing interference effects of both egocentric and allocentric processes on a source recall. The allocentric processing is defined as a viewpoint-independent process, involving object-to-object relationships, and centered on environmental landmarks (Burgess, 2008). The egocentric processing of space (Burgess, 2006; Klatzky, 1998), usually opposed to the allocentric one, is defined as centered on the observer, dealing with self-to-object relationships, and is viewpoint-dependent.

Since the discovery of place cells in rats' hippocampus (O'Keefe & Dostrovsky, 1971), the well-known Cognitive Map Theory proposed that the hippocampus stores cognitive maps of the environment (O'Keefe & Nadel, 1978) and, therefore, processes space allocentrically. Indeed, hippocampus' place cells fire for specific locations of the environment, and are primarily activated by visual distal cues, more than proximal cues (Hartley, Burgess, Lever, Cacucci, & O'Keefe, 2000; Moser, Kropff, & Moser, 2008; O'Keefe & Burgess, 1996). Significant theories suggest

that episodic memory is grounded on hippocampus' allocentric maps (Burgess, Becker, King, & O'Keefe, 2001; Byrne, Becker, & Burgess, 2007; Nadel & Moscovitch, 1998; O'Keefe & Nadel, 1978). More precisely, the Multiple Trace Theory (MTT, (Nadel & Moscovitch, 1998) suggests that allocentric maps are stored in the hippocampus whereas non-spatial elements (e.g., semantic aspects of the episode related to the “what” component) are stored through the neocortex. When an episode is encoded, the allocentric map provides the structure of the environment, which is used as a scaffold to bind together non-spatial elements, scattered over the brain and related to the episode. During remembering, the episode can then be retrieved, in a spatially coherent way, thanks to the allocentric map. According to the MMT, the allocentric processing is the only one involved in episodic memory retrieval.

Contrary to this proposal, some studies focusing on the phenomenology of remembering argued for an egocentric process involved in episodic memory retrieval. Studies on field/observer perspectives showed that memories experienced with autothetic consciousness are predominantly accompanied with field perspective (Crawley & French, 2005; Lemogne et al., 2006; Nigro & Neisser, 1983; Piolino et al., 2006; Robinson & Swanson, 1993; Talarico & Rubin, 2003, , 2007). Memories can be biased by manipulating the egocentric mental perspective. Indeed, false memories were more often associated with autothetic consciousness when participants adopted a field perspective (Libby, 2003). These results suggest that remembering phenomenology is viewpoint-dependent since we need to retrieve the initial viewpoint to experience subjective travel in the past. To account for this egocentric viewpoint dependency, the Byrne, Becker and Burgess model (Burgess, Becker, King, & O'Keefe, 2001; Byrne, Becker, & Burgess, 2007) revisited the MTT by adding a translation mechanism from the egocentric perception to the allocentric map stored in the

hippocampus. During the encoding, this mechanism translates the multiple egocentric percepts into a unique allocentric cognitive map. Conversely, during retrieval, it translates the allocentric map into an egocentric viewpoint, providing an egocentric visual imagery of the retrieved event. The BBB model suggests complementary roles of both egocentric and allocentric processes during episodic memory retrieval (Burgess, 2006).

Others episodic memory models also account for an involvement of egocentric processing in episodic memory retrieval; they consider episodic memory as a retrieval process of spatiotemporal trajectories (Buzsáki & Moser, 2013; Hasselmo, 2009, 2012). These models derive from recent electrophysiological studies on rats that revealed some neural events that could support a trajectory retrieval phenomenon (Davidson, Kloosterman, & Wilson, 2009). Some “replay” events that correspond to sequential activations of place cells while the rats were asleep or awake in a resting state, were discovered (Foster & Wilson, 2006; Skaggs & McNaughton, 1996; Sutherland & McNaughton, 2000; Wilson & McNaughton, 1994). These sequential activations mimic place cell’s activations actually observed during the rat’s displacements, but on a much faster time scale. They provide possible mechanisms for episodic memory retrieval, and highlight the dynamic and egocentric nature of the episodic memory. For instance, Hasselmo (2012) proposed that memorizing in conjunction the velocity (i.e., the direction of motion paired with the speed of the displacement) and location during a displacement allows a subsequent retrieval of the complete trajectory. Another substantial episodic memory model comes from Buzsáki and Moser (2013, see also Buzsáki, 2005). These authors proposed a direct parallel between allocentric/egocentric spatial processes and episodic/semantic memories. As episodic memory allows the learning and retrieval of a first-person experience in both space and time, it can be compared to egocentric navigation which links

different orientations and locations in time. The authors suggested that egocentric navigation is a physical form of travel whereas episodic memory is a mental one, but that they both operate in a same way. Consequently, Buzsáki and Moser (2013) suggested that episodic memory and egocentric navigation could rely on the same networks, as do semantic memory and allocentric maps.

The assignment of egocentric and allocentric involvement in episodic memory differs between models of episodic memory. Consequently, the kind of spatial process mainly involved in episodic memory is still an open question. While some theories suggest a main involvement of allocentric processing on episodic memory, others suggest a functional link between egocentric processing and episodic memory. The aim of the present study is to compare the respective roles of allocentric and egocentric processes on episodic memory retrieval. We used an interference procedure, that is, we asked participants to perform an allocentric or egocentric spatial task during the retrieval phase of an episodic memory task. If episodic memory shares similar networks and mechanisms with either allocentric or egocentric processing, then, performing an episodic memory task simultaneously with some allocentric or egocentric spatial task should interfere with episodic memory recall performance.

In the first phase of the present study, participants had to learn various lists of words. In a second time, they had to perform a source recall task on these words (non-spatial task) while they were simultaneously asked to perform either an allocentric or an egocentric unrelated spatial task (adapted from Simon and Wang, (1998; Wang & Simons, 1999). During the spatial task, participants had to learn, from one perspective, a spatial layout. The layout was then hidden from the participant, followed by a rotation of either the layout or both the layout and the participant. Finally, the layout appeared again and participants had to indicate which object had moved. The egocentric processing was manipulated by using both the

layout rotation and the displacement of the participant. Indeed, participants had to maintain the learned egocentric viewpoint while both the layout and themselves were moving. Moreover, their conjoint displacement with the layout prevented them from using of an allocentric strategy, as the relationships between layout objects and environmental landmarks changed. The allocentric processing was manipulated with the rotation of the layout. In this condition, participants had to memorize objet-to-objet relationships, and perform a mental rotation of the layout. Moreover, as the table rotated, self-to-object relationships changed, preventing the participant from using an egocentric strategy. We hypothesized that if the allocentric processing was involved in remembering, then performing a spatial rotation was likely to interfere with an ongoing source recall. On the contrary, if the egocentric processing shares a common network with the episodic memory, maintaining an egocentric viewpoint in mind would interfere with a source recall. In order to insure that the potential interference effects were specific to episodic memory retrieval, a semantic memory task was proposed as a control

Method

Participants

Sixty three undergraduate students (age range 18-50, mean age 21.8, SD = 6.2, 12 males) at University Pierre-Mendès France, Grenoble, France, took part in the study for course credits. They gave their written informed consent and were debriefed on the purpose of the study. Participants were randomly assigned to either the source recall task ($n = 28$) or the categorization task ($n = 35$) conditions.

Material

The experiment was conducted in a 2.50 x 2.50 m room using Eprime experimental software (Psychology Software Tools). The

experimental setting was projected onto the floor; participants stood in front of it and gave their responses verbally. Participants' verbal responses were recorded.

Twenty-four layouts were created for the learning phase of spatial task, and composed of three familiar objects (a badge, a pills tablet, and a playing card) randomly positioned on a circular area of 2 m in diameter, with a bamboo texture background. Twelve of these layouts were used to train participants on the spatial tasks only, and the other 12 were used during the experimental phase with both spatial and memory tasks. During the rotation, the layout was occluded by a grey mask applied on the borders of the area, while the center of the area remained visible. The rotation of the area was comprised between 100-160°, in either clockwise or the counterclockwise direction. Following the rotation, the mask was removed and the three objects appeared again. Twenty four recognition layouts were made from the learned layouts, with one of the three objects moved to a new position. To avoid any trial effects, the trials were kept identical between allocentric and egocentric conditions, that is, a particular learned layout was always associated with the same recognition layout, and the same direction and magnitude of the rotation.

The two memory tasks used auditory French words recorded by a neutral male voice. For the source recall, the words came from the RL/RI-48 French memory task (Adam et al., 2007), and were controlled for frequency. A learning phase of the lists of words preceded the spatial tasks. Thirty six words were presented in three lists of 12 written words. During the experimental phase, only 24 words over the 36 studied words were auditorily presented; one word for each of the spatial task trial. Six of the studied words were used as examples during the training phase. The categorization task used 60 words. The words being presented by pair, 42 words were used during the experimental phase (corresponding to the 24 trials of the spatial task), and 18 words were used as examples. In both memory tasks, the words were

counterbalanced across the allocentric and egocentric conditions.

Procedure

The experiment consisted of two phases: a spatial phase only, with the allocentric and egocentric spatial tasks, and a double-task phase, where participants performed simultaneously the spatial tasks (allocentric and egocentric) and a memory task, either the source recall or the categorization task.

Each participant started with the spatial phase, except for the source recall condition, where they first had to learn three lists of words. The spatial phase consisted of 12 trials per spatial condition. The aim of this phase was to train participants on the spatial tasks, and also to provide a baseline level of spatial

performance in allocentric and egocentric spatial condition. Each trial began with a fixation cross followed by a 4-s presentation of the layout. Participants were previously given allocentric or egocentric spatial instructions, and had to learn the layout as function of it. They had to focus on the self-to-object relations in the egocentric condition, whereas they had to focus on the object-to-object relations in the allocentric condition. After the 4-s presentation, the layout was occluded by a mask, and the area was rotated. The rotation lasted 25 to 33 s depending on the magnitude of the rotation. Participants had either to go around the rotating area, with the same magnitude and direction (egocentric condition), or to stay at the same position, and mentally imagine the layout rotation

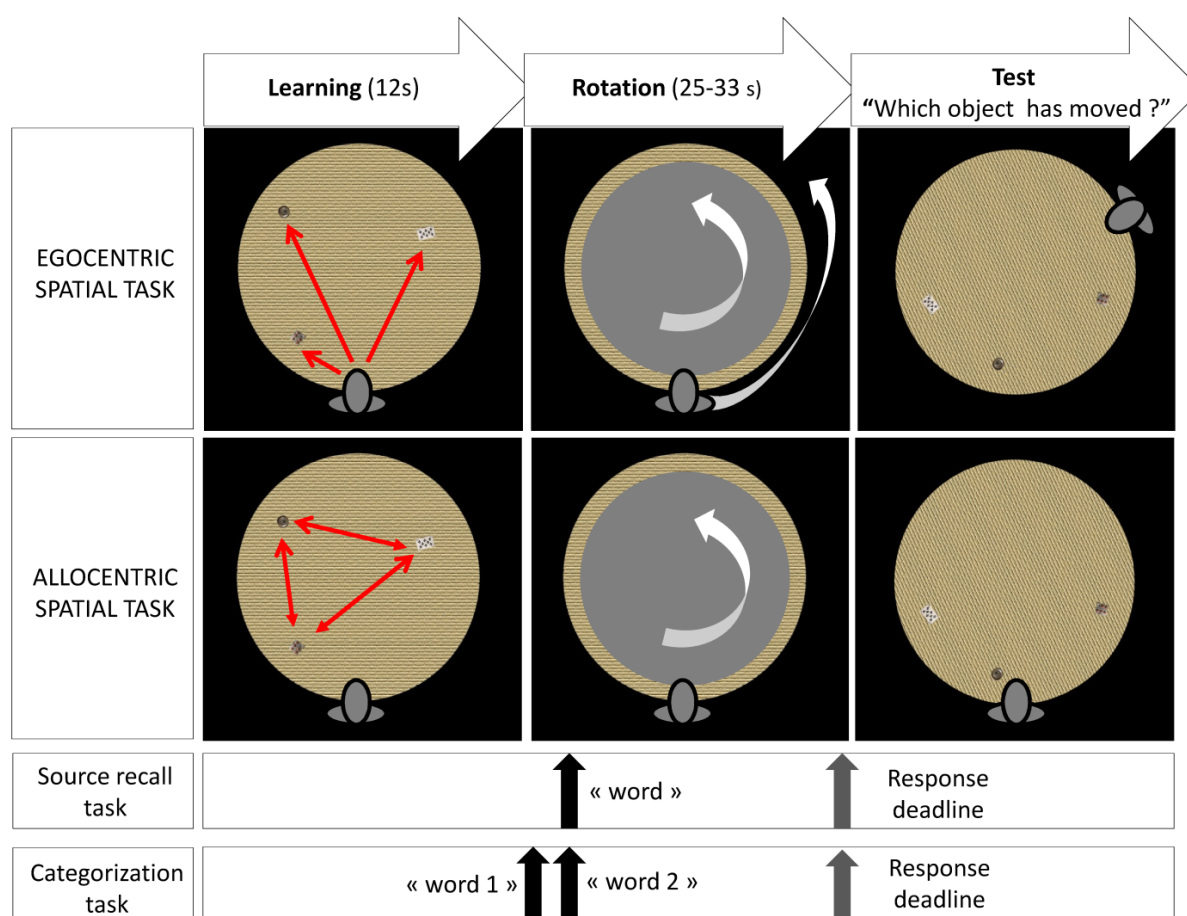


Figure 1: Procedure of the experiment. The top part represents the spatial task procedure as function of the spatial condition (egocentric or allocentric). The bottom part represents the memory task procedure that participants had to simultaneously perform with the spatial tasks. The black arrows indicate the moment of the presentation of the word and the grey arrows the response deadline for participants (before the end of the rotation).

(allocentric condition). At the end of the rotation, the layout appeared again, and participants had to decide which of the three objects was moved. In the egocentric condition, participants' position changed so the egocentric view was kept the same between the learning and the test phases. In the allocentric condition, participants' position remained the same at any moment so the egocentric view changed between the learning and the test phases. The allocentric and egocentric trials were intermixed, and their order randomized across participants. Figure 1 represents the procedure used for the spatial phase of the two spatial task conditions.

The double-task phase began immediately after the spatial phase and was composed of 12 new trials per spatial task condition. Participants performed either the source recall or the categorization task (see Figure 1). In the source recall task condition, participants heard a studied word 5s after the beginning of the area rotation and had to remember from which of the lists the word was issued (list 1, 2, or 3). This task was based on episodic memory since participants had to recollect missing information related to the learning phase. In the categorization task, participants heard two words, one word before the beginning of the rotation (e.g., hammer), and one 5s after the rotation started (e.g., house). Participants had to decide on which of the three proposed criteria (e.g., proportion, stiffness, and weight) the two words were the most similar (e.g., a hammer and a house are more similar on stiffness than on proportion and weight). To perform this task, participants must rely on their semantic knowledge. For both, the source recall and the categorization tasks, participants had to give their responses verbally, as quickly as possible, before the end of the area's rotation. Participants indicated their degree of confidence about their response at the end of the trial (sure, unsure or at random). The spatial task conditions were intermixed in a random order. Reaction times (RTs) and accuracy (i.e., the mean percentage of correct

responses) were measured for both spatial and memory tasks.

Results

Spatial phase

Spatial performance. An ANOVA revealed a significant main effect of spatial conditions for both accuracy, $F(1,61) = 21.84$; $p < .01$; $MSE = 0.02$; $\eta^2_p = 0.26$ and RTs, $F(1,61) = 23.06$; $p < .01$; $MSE = 2368284$; $\eta^2_p = 0.27$ (see Figure 2A). Participants were more accurate and faster in the egocentric spatial condition (Accuracy: $M = 88.9\%$, $SE = 2\%$; RTs: $M = 3877$ ms, $SE = 205$ ms) than in the allocentric one (Accuracy: $M = 76.9\%$, $SE = 2\%$; RTs: $M = 5155$ ms, $SE = 334$ ms). The effect of the subsequent memory task was analyzed to test whether the two groups of participants differed on spatial task accuracy and RTs. There was no effect of the subsequent memory task on accuracy ($F < 1$), nor on RTs, $F(1,61) = 2.71$; $p = .10$, $MSE = 7384858$; $\eta^2_p = 0.04$ and it did not interact with the spatial condition on accuracy ($F < 1$, ns.), nor on RTs, $F(1,61) = 2.33$; $p = .13$; $MSE = 2368284$; $\eta^2_p = 0.04$.

Double-task phase

Memory performance. Analyses on accuracy showed only a significant main effect of the memory task, $F(1,61) = 42.07$; $p < .01$; $MSE = 0.03$; $\eta^2_p = 0.41$. Participants were more accurate in the categorization task ($M = 66.9\%$, $SE = 3\%$) than in the source recall task ($M = 88.1\%$, $SE = 2\%$). Participants' performance was above chance level (33 %) in both tasks. There was no effect of the spatial task ($F < 1$), nor interaction between the memory task and the spatial task, $F(1,62) = 1.01$; $p = .30$; $MSE = 0.009$; $\eta^2_p = 0.02$.

Analyses on RTs showed no effect of the memory task, $F(1,61) = 2.20$; $p = .14$; $MSE = 9907991$; $\eta^2_p = 0.03$, nor effect of the spatial task ($F < 1$). Crucially, there was a significant interaction between memory task and spatial task, $F(1,61) = 10.88$; $p < .01$; $MSE = 900630$; $\eta^2_p = 0.15$ (cf. Figure 2C). The decomposition of the interaction showed that participants in the source recall, gave faster responses when

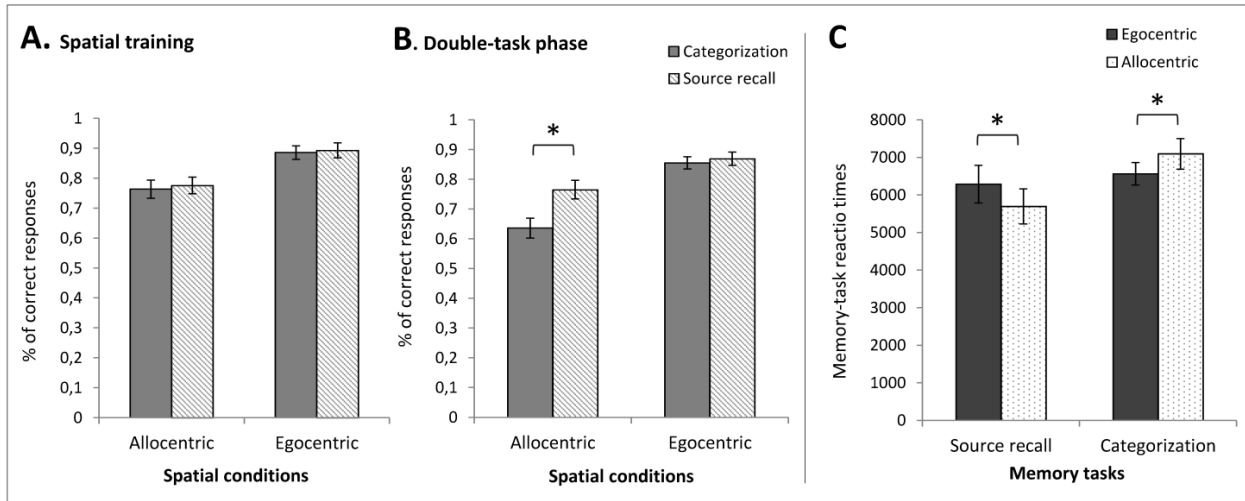


Figure 2. **A.** Mean percentage of correct responses and standard errors to the spatial task during the spatial training phase, as function of the spatial condition and the memory task. **B.** Mean percentage of correct responses and standard errors to the spatial task, during the double-task phase, as a function of the spatial condition and the memory task. **C.** Mean reaction times and standard errors to the memory tasks, during the double-task phase, as a function of the spatial condition and the memory task.

they concurrently performed an allocentric task than an egocentric task, $F(1,61) = 5.42$; $p < .05$; $MSE = 900631$. On the contrary, participants who performed a categorization task, gave faster responses when they concurrently performed an egocentric task than an allocentric task, $F(1,61) = 5.50$; $p < .05$; $MSE = 900631$.

Spatial performance. Analyses on accuracy showed a significant effect of the spatial task condition, $F(1,61) = 42.81$; $p < .01$; $MSE = 0.02$; $\eta^2_p = 0.41$, participants were more accurate in the egocentric condition ($M = 86.1\%$, $SE = 4\%$) than in the allocentric one ($M = 69.3\%$, $SE = 2\%$). Importantly, analyses also revealed a significant main effect of the memory task, $F(1,61) = 5.47$; $p < .05$; $MSE = 0.03$; $\eta^2_p = 0.09$, and a significant interaction between memory task and spatial task, $F(1,61) = 5.41$; $p < .05$; $MSE = 0.02$; $\eta^2_p = 0.09$ (cf. Figure 2B). The decomposition of the interaction showed that participants were significantly more accurate in the allocentric spatial task when they performed simultaneously the source recall than the categorization task, $F(1,61) = 7.69$; $p < .01$; $MSE = 0.03$. Conversely, participants'

performance in the egocentric spatial task did not differ between the source recall and the categorization task conditions ($F < 1$).

Analyses on RTs showed only a significant main effect of spatial conditions, $F(1,61) = 46.81$; $p < .01$; $MSE = 710153$; $\eta^2_p = 0.43$; participants gave faster responses in the egocentric condition ($M = 3697$ ms, $SE = 156$ ms) than in the allocentric condition ($M = 4728$ ms, $SE = 230$ ms). There was no effect of the memory task ($F < 1$), nor interaction between the spatial and the memory task ($F < 1$).

Discussion

The current study investigated the respective roles of allocentric and egocentric spatial processes on episodic memory. We compared the effect of egocentric and allocentric processes on episodic memory retrieval using an interference paradigm. If one of these two spatial processes is involved in episodic memory, its execution should interfere with the execution of an episodic memory task (source recall) whereas it should not interfere with a non-episodic task (categorization task). The results showed that participants responded slower to the source recall when they performed the egocentric

spatial task than the allocentric task. Conversely, participants responded slower to the categorization task when they performed simultaneously the allocentric spatial task than the egocentric task. In addition, participants were more accurate on the allocentric spatial task when they performed the source recall than the categorization task. Overall, our results showed an interference effect of the egocentric spatial task limited to the performance on the source recall task, and an interference effect of the allocentric task on the performance on the categorization task, and vice versa. We will briefly discuss first the interference effect found in the allocentric task, and then, the involvement of the egocentric processing in remembering.

A link between allocentric and semantic processing

The results indicated that reaction times in the categorization task increased when participants had to perform simultaneously an allocentric task, in comparison to an egocentric task. Moreover, performing a categorization task reduced participants' accuracy in the allocentric task, in comparison to a source recall task. This suggests that the allocentric and the semantic processing interfered with each other, impacting negatively the performance in both tasks. A likely explanation for these interference effects could be that the allocentric process and semantic memory share similar networks and mechanisms. Such proposal is in agreement with Buzsáki and Moser's (2013) model which suggests that allocentric navigation and semantic memory operate in a similar way. This proposal comes from observed similarities in semantic and allocentric functioning, particularly the fact that the semantic memory and allocentric maps are both acquired progressively. Indeed, semantic memory emerges from multiple encodings of similar events by the episodic memory system (Nadel & Moscovitch, 1997), and allocentric maps are inferred from repeated egocentric navigations in the same environment (O'Keefe

& Nadel, 1978). These authors proposed then that allocentric process and semantic memory share a similar network and algorithms. Another explanation could be in terms of cognitive resources. Indeed, as the allocentric task is more difficult than the egocentric task, it suggests that it is more demanding in cognitive resources. Consequently, if the categorization task also needs substantial attentional and working memory resources, its realization could then be disrupted by the ongoing allocentric task.

Finally, the allocentric process proposed in our study is particular, as it concerns a mental rotation. In such task, participants cannot refer to environment landmarks to perform the task and can only use object-to-object relationships within the layout. Future studies could propose another allocentric task based on environment landmarks. The results from such studies will provide additional key insights into the specific allocentric processing that might be involved in semantic memory and episodic memory. It would be particularly interesting as the firing of hippocampal place cells can be modulated by environmental changes (Anderson & Jeffery, 2003; Bostock, Muller, & Kubie, 1991).

Involvement of an egocentric process in episodic memory'

The results indicated that reaction times to the source recall task increased when an egocentric task was simultaneously performed in comparison to an allocentric task. Moreover, the egocentric task was easier than the allocentric task, participants being faster and more accurate in this condition. This indicates that the egocentric task, even if it is easier than the allocentric task, interfere more with the source recall. This interference effect is specific to the source recall task as the egocentric task did not disrupt the categorization task, suggesting an involvement of the egocentric process on episodic memory retrieval. Moreover, this interference effect could not be explained in terms of cognitive load as the egocentric task was easier than the

allocentric task, and did not interfere with the semantic memory task. We did not find the reverse interference of the source recall on egocentric spatial performance. It could be due to a ceiling effect, as participants had very high performance in the egocentric spatial task.

The interference effect of the egocentric spatial task on source recall is in agreement with episodic memory models that functionally link recollection to egocentric processing, such as the model of Buzsáki & Moser (2013), the model of Hasselmo (2012), and the BBB model (Byrne, Becker, & Burgess, 2007). These models proposed a functional role of the egocentric process during remembering, which is either involved to create the visuospatial imagery of remembering (Byrne, Becker, & Burgess, 2007), or is at the origin of the reconstruction of spatiotemporal trajectories (Buzsáki & Moser, 2013; Hasselmo, 2012).

The present results are also congruent with studies demonstrating that the recollection of a past event with an autoegetic consciousness is significantly more associated with a field perspective than an observer perspective (e.g., (Crawley & French, 2005; Libby, 2003; Piolino et al., 2006). Moreover, neuropsychological results on patients with lesions of the posterior parietal cortex (PPC) showed that these patients suffer from impaired egocentric processing, especially landmark sequencing and route navigation, associated to an impoverished and disembodied subjective experience of remembering (Ciaramelli, Rosenbaum, Solcz, Levine, & Moscovitch, 2010). The egocentric interference on source recall is also consistent with fMRI studies which demonstrated an involvement of the PPC in both egocentric processing and recollection of spatial and episodic details (Hirshhorn, Grady, Rosenbaum, Winocur, & Moscovitch, 2012; Rosenbaum, Ziegler, Winocur, Grady, & Moscovitch, 2004). Taken together, these studies suggest a critical involvement of egocentric processing during episodic memory retrieval. Egocentric processing seems to be used to re-experience an event from a first-

person perspective, giving rise to the self and the autoegetic consciousness phenomenology of the remembered event. Gomez and associates' findings are in line with our results, showing that the egocentric process is more involved in episodic memory than the allocentric process (Gomez, Cerles, Rousset, Le Bas, & Baciú, 2013; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009). For instance, they showed that encoding words in an egocentric spatial context led to better episodic performances to subsequent recall and recognition tasks, with more remembered responses than encoding words in an allocentric spatial context (Gomez, Rousset, & Baciú, 2009). These authors suggested a strong role of the egocentric process in the reconstruction of the initial spatial viewpoint (Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud, 2014; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012), that permit access to the past events. It is important to note that, in our experiment, the episodic task had no direct spatial components since it involved word lists' encoding and retrieval. Consequently, the egocentric processing involvement in episodic memory and the reconstruction of past events, cannot be only related to the spatial component (the "where") of episodic memory, but must be broader. This is consistent with the idea of an episodic memory as a general scene construction process (Maguire & Mullally, 2013; Mullally & Maguire, 2013) which allow to remember the past and imagine the future (Schacter & Addis, 2007; Schacter et al., 2012).

In this experiment, participants moved in the egocentric condition while performing the memory task. This displacement itself, instead of the egocentric processing, could have disrupted the episodic recall. Indeed, some studies using virtual reality environment showed that when participants moved during the encoding of a trajectory, their subsequent memory performance on non-spatial elements were low in comparison to a condition without movement (Attree et al., 1996; Plancher, Barra, Orriols, & Piolino, 2013). Nevertheless, the effect of executed action in these studies was

interpreted as a cognitive resource effect, due to the cognitive demands imposed by the control of movements. Such explanation, however, does not apply to the present experiment, as the egocentric condition did not interfere with the semantic task and was also easier than the allocentric task.

Finally, our results showed that maintaining a viewpoint in mind while moving interfered with performance on a source recall task, whereas performing an allocentric task did not interfere (or less). This result goes against the dominant view on episodic memory that considers it as functionally grounded on the allocentric processing (see MTT, Nadel & Moscovitch, 1998, and the Cognitive Map Theory, (Nadel & Moscovitch, 1998; O'Keefe & Nadel, 1978). This proposal, in humans, is mainly based on studies on amnesic patients. These studies demonstrated spatial memory deficits when a different viewpoint from the learning one was provided for recognition, whereas preserved performance was observed when the viewpoint was the same (Holdstock et al., 2000; King, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2002; King, Trinkler, Hartley, Vargha-Khadem, & Burgess, 2004). These results suggest that the egocentric processing was preserved, whereas the allocentric processing was deficient, as patients were probably not able to generate a new viewpoint based on the allocentric map. In light of the present results, a potential alternative explanation could be that amnesic patients cannot elaborate a new egocentric viewpoint of the scene but still process allocentric relationships (Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012), possibly based on flexible egocentric processes.

To conclude, the present study questioned the link between episodic memory and spatial processes. Our results suggest functional links between egocentric spatial process and episodic memory and between allocentric process and semantic memory. Both were predicted by Buzsáki & Moser's model (2013) that proposed that declarative memory systems rely on the same networks and algorithms than

spatial processes. Our results bring arguments in favor of an involvement of spatial process in non-spatial components of episodic memory, depicting episodic memory as a global scene construction system to reconstruct egocentric viewpoint on remembered past events.

References

- Adam, S., Van der Linden, M., Ivanoiu, A., Juillerat, A. C., Bechet, S., & Salmon, E. (2007). Optimization of encoding specificity for the diagnosis of early AD: The RI-48 task. *Journal of clinical and experimental neuropsychology*, 29(5), 477-487.
- Anderson, M. I., & Jeffery, K. J. (2003). Heterogeneous modulation of place cell firing by changes in context. *The Journal of neuroscience*, 23(26), 8827-8835.
- Attree, E. A., Brooks, B. M., Rose, F. D., Andrews, T. K., Leadbetter, A. G., & Clifford, B. R. (1996). Memory processes and virtual environments: I can't remember what was there, but I can remember how I got there. Implications for people with disabilities. Paper presented at the ECDVRAT: 1st European Conference on Disability, Virtual Reality and Associated Technologies. Reading, UK.
- Bostock, E., Muller, R. U., & Kubie, J. L. (1991). Experience-dependent modifications of hippocampal place cell firing. *Hippocampus*, 1(2), 193-205.
- Burgess, N. (2006). Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends in cognitive sciences*, 10(12), 551-557.
- Burgess, N. (2008). Spatial cognition and the brain. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1124(1), 77-97.
- Burgess, N., Becker, S., King, J. A., & O'Keefe, J. (2001). Memory for events and their spatial context: models and experiments. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1413), 1493-1503.
- Buzsáki, G. (2005). Theta rhythm of navigation: link between path integration and landmark navigation, episodic and semantic memory. *Hippocampus*, 15(7), 827-840.
- Buzsáki, G., & Moser, E. I. (2013). Memory, navigation and theta rhythm in the hippocampal-entorhinal system. *Nature neuroscience*, 16(2), 130-138.
- Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. *Psychological Review*, 114(2), 340-375.
- Ciaramelli, E., Rosenbaum, R. S., Solcz, S., Levine, B., & Moscovitch, M. (2010). Mental space travel: damage to posterior parietal cortex

- prevents egocentric navigation and reexperiencing of remote spatial memories. *Journal of experimental psychology: Learning, memory, and cognition*, 36, 619-634.
- Crawley, S., E., & French, C. C. (2005). Field and observer viewpoint in remember-know memories of personal childhood events. *Memory*, 13(7), 673-681.
- Davidson, T. J., Kloosterman, F., & Wilson, M. A. (2009). Hippocampal replay of extended experience. *Neuron*, 63(4), 497-507.
- Foster, D. J., & Wilson, M. A. (2006). Reverse replay of behavioural sequences in hippocampal place cells during the awake state. *Nature*, 440(7084), 680-683.
- Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S., Le Bas, J.-F., & Baciú, M. (2013). Ongoing egocentric spatial processing during learning of non-spatial information results in temporal-parietal activity during retrieval. *Frontiers in psychology*, 4, 366.
- Gomez, A., Rousset, S., & Baciú, M. (2009). Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. *Acta psychologica*, 132(3), 221-227.
- Gomez, A., Rousset, S., Bonniot, C., Charnallet, A., & Moreaud, O. (2014). Deficits in egocentric-updating and spatial context memory in a case of developmental amnesia. *Neurocase*, 1-18.
- Gomez, A., Rousset, S., & Charnallet, A. (2012). Spatial deficits in an amnesic patient with hippocampal damage: questioning the multiple trace theory. *Hippocampus*, 22(6), 1313-1324.
- Hartley, T., Burgess, N., Lever, C., Cacucci, F., & O'Keefe, J. (2000). Modeling place fields in terms of the cortical inputs to the hippocampus. *Hippocampus*, 10(4), 369-379.
- Hasselmo, M. E. (2009). A model of episodic memory: mental time travel along encoded trajectories using grid cells. *Neurobiology of learning and memory*, 92(4), 559-573.
- Hasselmo, M. E. (2012). *How we remember: brain mechanisms of episodic memory*. Cambridge, MA: The MIT press.
- Hirshhorn, M., Grady, C. L., Rosenbaum, R. S., Winocur, G., & Moscovitch, M. (2012). The hippocampus is involved in mental navigation for a recently learned, but not a highly familiar environment: a longitudinal fMRI study. *Hippocampus*, 22, 842-852.
- Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Cezayirli, E., Isaac, C. L., Aggleton, J. P., & Roberts, N. (2000). A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in a patient with selective hippocampal damage. *Neuropsychologia*, 38, 410-425.
- King, J. A., Burgess, N., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & O'Keefe, J. (2002). Human hippocampus and viewpoint dependence in spatial memory. *Hippocampus*, 12(6), 811-820.
- King, J. A., Trinkler, I., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & Burgess, N. (2004). The hippocampal role in spatial memory and the familiarity-recollection distinction: A case study. *Neuropsychology*, 18(3), 405-417.
- Klatzky, R. L. (1998). Allocentric and egocentric spatial representations: Definitions, distinctions, and interconnections. In C. Freksa, C. Habel & K. F. Wender (Eds.), *Spatial cognition* (pp. 1-17). Berlin: Springer.
- Lemogne, C., Piolino, P., Friszer, S., Claret, A., Girault, N., Jouvent, R., et al. (2006). Episodic autobiographical memory in depression: Specificity, autonoetic consciousness, and self-perspective. *Consciousness and Cognition*, 15(2), 258-268.
- Libby, L. K. (2003). Imagery perspective and source monitoring in imagination inflation. *Memory & cognition*, 31(7), 1072-1081.
- Maguire, E. A., & Mullally, S. L. (2013). The hippocampus: A manifesto for change. *Journal of experimental psychology: General*, 142(4), 1180-1189.
- Moser, E. I., Kropff, E., & Moser, M.-B. (2008). Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Annual review of neuroscience*, 31(1), 69-89.
- Mullally, S. L., & Maguire, E. A. (2013). Memory, Imagination, and Predicting the Future: A Common Brain Mechanism? *The Neuroscientist*, 20, 220-234.
- Nadel, L., & Moscovitch, M. (1997). Memory consolidation, retrograde amnesia and the hippocampal complex. *Current opinion in neurobiology*, 7(2), 217-227.
- Nadel, L., & Moscovitch, M. (1998). Hippocampal contributions to cortical plasticity. *Neuropharmacology*, 37(4), 431-439.
- Nigro, G., & Neisser, U. (1983). Point of view in personal memories. *Cognitive Psychology*, 15(4), 467-482.
- O'Keefe, J., & Burgess, N. (1996). Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature*, 381(6581), 425-428.
- O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, 34, 171-175.
- O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford, England: Clarendon Press.
- Piolino, P., Desgranges, B., Clarys, D., Guillery-Girard, B., Taconnat, L., Isingrini, M., et al. (2006). Autobiographical memory, autonoetic consciousness, and self-perspective in aging. *Psychology and aging*, 21(3), 510-525.
- Plancher, G., Barra, J., Orriols, E., & Piolino, P. (2013). The influence of action on episodic memory: a virtual reality study. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 66(5), 895-909.

- Robinson, J. A., & Swanson, K. L. (1993). Field and observer modes of remembering. *Memory*, 1(3), 169-184.
- Rosenbaum, R. S., Ziegler, M., Winocur, G., Grady, C. L., & Moscovitch, M. (2004). "I have often walked down this street before": fMRI studies on the hippocampus and other structures during mental navigation of an old environment. *Hippocampus*, 14(7), 826-835.
- Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007). The cognitive neuroscience of constructive memory: remembering the past and imagining the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1481), 773-786.
- Schacter, D. L., Addis, D. R., Hassabis, D., Martin, V. C., Spreng, R. N., & Szpunar, K. K. (2012). The future of memory: remembering, imagining, and the brain. *Neuron*, 76(4), 677-694.
- Simons, D. J., & Wang, R. F. (1998). Perceiving real-world viewpoint changes. *Psychological Science*, 9(4), 315-320.
- Skaggs, W. E., & McNaughton, B. L. (1996). Replay of neuronal firing sequences in rat hippocampus during sleep following spatial experience. *Science*, 271(5257), 1870-1873.
- Sutherland, G. R., & McNaughton, B. (2000). Memory trace reactivation in hippocampal and neocortical neuronal ensembles. *Current opinion in neurobiology*, 10(2), 180-186.
- Talarico, J. M., & Rubin, D. C. (2003). Confidence, not consistency, characterizes flashbulb memories. *Psychological Science*, 14(5), 455-461.
- Talarico, J. M., & Rubin, D. C. (2007). Flashbulb memories are special after all; in phenomenology, not accuracy. *Applied Cognitive Psychology*, 21(5), 557-578.
- Tulving, E. (1985). Memory and consciousness. *Canadian Psychology/Psychologie canadienne*, 26, 1-12.
- Tulving, E. (2001). Episodic memory and common sense: how far apart? *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 356(1413), 1505-1515.
- Tulving, E. (2002). Episodic memory: From mind to brain. *Annual review of psychology*, 53(1), 1-25.
- Wang, R. F., & Simons, D. J. (1999). Active and passive scene recognition across views. *Cognition*, 70(2), 191-210.
- Wilson, M. A., & McNaughton, B. L. (1994). Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep. *Science*, 265(5172), 676-679.

F. Étude 9 : Effet du processus de mise à jour égocentrée automatique sur la récupération épisodique (article)

Article : Automatic ongoing spatial-updating with self-motion interferes with episodic memory

Résumé de l'étude 9

Objectifs

Les études 7 et 8 indiquent l'existence d'un lien fonctionnel entre le codage et le maintien de relations égocentrées et la récupération épisodique. Cependant, ce maintien des informations égocentrées est particulier puisqu'il s'opère au cours d'un déplacement du participant, déplacement entraînant normalement la mise en place automatique d'un processus de MJE (Rieser, 1989). Par conséquent, il est difficile de dissocier si l'effet est lié au maintien d'un point de vue égocentré, à la mise en place d'un processus de MJE, à l'inhibition de cette MJE ou à sa simulation pour conserver mentalement sa position initiale (Farrell & Robertson, 1998).

Comme nous l'avons vu précédemment, la condition Ego dans les études 7 et 8, peut s'apparenter à la condition ignorer de l'étude de Farrell & Robertson (1998) au cours de laquelle les participants doivent inhiber la réalisation automatique d'un traitement de MJE afin de conserver les relations égocentrées expérimentées dans la position de départ. De plus, la manipulation du processus de MJE dans l'étude 7 n'a pas été concluante puisqu'une stratégie allocentrée, centrée sur les repères environnementaux extérieurs, pouvait être employée du fait de l'absence de déplacements de la table et de l'environnement. L'objectif de cette étude est donc d'évaluer directement le processus de MJE en ligne automatique. Pour cela, nous avons adapté le protocole de Farrell & Robertson (1998) au cours duquel le déplacement s'effectue les yeux bandés, le participant devant nécessairement utiliser les informations idiothétiques pour intégrer son déplacement et réaliser la tâche. Nous avons réutilisé une procédure d'interférence en faisant réaliser les conditions ignorer et mise à jour simultanément à un rappel de source.

Si le processus de MJE automatique et irrépressible sous-tend bien la mémoire épisodique comme le suggèrent Gomez et collaborateurs (2012), alors les participants devraient être davantage perturbés en rappel de source dans la condition mise à jour que dans la condition ignorer. De plus, si la récupération épisodique utilise les mêmes processus que la MJE

automatique, alors la réalisation simultanée d'une tâche de rappel de source devrait également perturber les performances spatiales dans la condition mise à jour, mais les faciliter dans la condition ignorer. En effet, les faibles performances spatiales dans la condition ignorer sont dues à la mise en place automatique d'un processus de MJE. Si le rappel de source utilise les processus dédiés à la MJE, alors celle-ci devrait avoir plus de difficulté à s'instaurer et devrait donc moins gêner le maintien des informations égocentrées nécessaire pour réaliser la condition ignorer.

Synthèse de la méthode

La méthodologie utilisée dans cette expérience reprend le protocole de Farrell & Robertson (1998) en conservant seulement les conditions mise à jour (MJE) et ignorer. La tâche des participants consistait à apprendre la position de quatre éléments de l'environnement par rapport à eux en fonction de leur orientation de départ. Puis, ils devaient effectuer une rotation les yeux fermés. Suite à ce déplacement, ils devaient pointer l'un des quatre objets depuis leur position d'arrivée (condition mise à jour) ou comme s'ils étaient toujours dans leur position de départ (condition ignorer). Les participants effectuaient 10 essais de chaque condition seule et 10 essais avec la réalisation simultanée d'une tâche de rappel de source, similaire à celle utilisée dans les études 7 et 8.

Synthèse des résultats

Les résultats aux tâches spatiales indiquent que la condition mise à jour est significativement mieux réussie que la condition ignorer : les participants sont plus rapides et ont plus de bonnes réponses. Ces résultats répliquent l'effet obtenu dans l'étude de Farrell & Robertson (1998). La présence du rappel de source influence les performances spatiales. Les participants sont moins précis dans la condition mise à jour lorsqu'ils doivent réaliser simultanément un rappel de source. Cet effet semble être spécifique à la condition mise à jour car à l'inverse, ils semblent plus précis dans la condition ignorer lorsqu'ils réalisent simultanément un rappel de source, bien que cet effet échoue à atteindre le seuil de significativité.

Concernant les performances au rappel de source, on ne trouve pas d'effet de la condition spatiale sur la justesse des réponses mais on trouve un effet significatif sur les temps de réaction. Les participants sont plus lents pour répondre à la tâche de rappel lorsqu'ils effectuent simultanément la condition mise à jour que la condition ignorer.

Les résultats de cette étude indiquent que le processus de MJE interfère avec la récupération épisodique. Ce résultat va dans le sens du modèle proposé par Gomez et collaborateurs et suggère une implication du traitement de MJE, automatique et irrépressible, dans la récupération épisodique.

Automatic ongoing spatial-updating with self-motion interferes with episodic memory

Mélanie Cerles¹², Eric Guinet², Stéphane Rousset¹²

¹Univ. Grenoble Alpes, LPNC, F-38000 Grenoble, France

²CNRS, LPNC, F-38000 Grenoble, France

Abstract

The ability to update its own position in space with self-motion has been proposed to be a key component in remembering. The present experiment assesses this hypothesis with an interference paradigm. Participant made a spatial-updating task based on Farell and Robertson's (1998) procedure while performing a source recall on words previously learned. Simultaneously to the source recall, blindfolded participants rotated to a new orientation and then pointed to an object's position. They could point either from their new orientation in the updating condition, or as if they were still in their starting orientation in the ignoring condition. In the updating condition, participants had to accurately integrate their own movements during their rotation whereas, in the ignoring condition, they had to ignore their rotation. As spatial updating with self-motion is an automatic process, the ignoring condition is harder than the updating condition as participants have difficulty to ignore their own movement during the rotation. We hypothesized that if spatial updating with self-motion and episodic memory rely on the same network, then an interference with source recall should be found in the updating condition, even if the later is easier than the ignoring condition. Results are in line with this hypothesis as an interference was found only in the updating condition. These results suggest that episodic memory and spatial updating with self-motion are functionally linked and share common mechanisms.

Key words: Episodic memory, Spatial updating, Self-motion, Rotation, Source recall, Interference

Introduction

Episodic memory allows us to have rich recollections of sequences of events. For example, we can remember that this morning, we went to the bus from our home, we waited for it at the bus station and then we met a friend in the bus. This example illustrates that episodic memory is composed of different what, where and when components put together with a spatiotemporal dynamic, allowing the recollection of continuous and dynamic events. Recent accounts of episodic memory suggest that the automatic updating with self-motion of its own position in space is involved in the encoding of dynamic and continuous dimensions of episodic memory. The aim of this study is to assess this hypothesis with an interference procedure by assessing the inference effect of spatial updating on a source recall task.

Tulving's (2001, 2002) recent definition of episodic memory focuses on its subjective experience, episodic memory being the capacity to mentally travel in our own past with three core components, the subjective time, the self, and the autonoetic consciousness. As mental travel goes beyond the remembrance of single and static events, it must involve processes for the encoding of continuous and dynamic dimensions. A recent model of episodic memory (Hasselmo 2009, 2012) focuses on remembering as the retrieval of a spatiotemporal trajectory with an explicit sense of position in continuous space, duration in continuous time, and with non-spatiotemporal factors re-experienced along the trajectory. This model takes advantage of evidences from rat studies that provided some insights about the mechanisms sustaining the continuous spatiotemporal dimension's coding. During a navigation task, hippocampal place cells fire sequentially when the rats moved in the environment. As each place cell correspond to a particular place in the environment (O'Keefe & Nadel 1978), rat movements induced switch in place cells' firing. The precession phase links the theta rhythm with

place cells activations in the hippocampus of the rat, providing a mechanism for the sequential and continuous encoding of positions in space. When the rats sleep or during an awake rest, replays of previously experienced sequences were observed (Pavlides & Winson 1989). These replay events mimic the previous sequential place cell firing observed during the navigation, in a much faster time scale. These events could be at the roots of episodic memory remembering, providing the spatiotemporal scaffold within which non-spatial events can be rebuilt. This suggests that episodic memory is supported by a navigation system devoted to the encoding and the remembering of trajectories.

Buzsáki and Moser (2013, see also Buzsáki 2005) proposed a direct parallel between egocentric navigation and episodic memory. They suggest that egocentric navigation and episodic memory could be supported by the same neural system, navigation being a physical form of travel focusing only on the spatial components of the trajectory whereas episodic memory would be a mental and simulated trajectory containing spatial and non-spatial components. Importantly, as egocentric navigation and episodic memory are both self-referenced, egocentric navigation is able to provide the self-component to the mental travel during episodic retrieval. Moreover, experimental evidences showed that egocentric navigation is automatic (Farrell & Robertson 1998, Riecke, Heyde, & Bühlhoff 2001, Simons & Wang 1998) just like episodic memory encoding which is effortless and does not require conscious attention. Egocentric navigation is related to path integration and egocentric updating. They both require active movement of the body and to compute distances and the turns while exploring the environment (Etienne & Jeffery 2004, Mittelstaedt & Mittelstaedt 1980). They mainly rely on locomotion speed, elapsed time, and head direction (McNaughton, Battaglia, Jensen, Moser, & Moser 2006) that can be computed from the integration of idiothetic information (i.e., sensorimotor cues derived

from self-motion, included proprioceptive, vestibular sensations, the optic flow and the efference copy). Path-integration concerns the updating of the individual's position related to its starting position whereas egocentric updating concerns the updating of the individual's position related to the environment, in other words, the dynamic and continuous updating of self-to-object relationships with self-motion (Burgess 2008). We will refer to both processes in this article by talking about spatial updating with self-motion. Recent works in human indicate an extensive overlap in the brain networks supporting episodic memory and navigation. Moreover, the hippocampo-entorhinal complex is involved in both episodic memory (Scoville & Milner 1957, Squire 1992) and spatial updating with self-motion (Whishaw, Hines, & Wallace 2001, Whishaw & Jarrard 1996, Whishaw & Maaswinkel 1998, Whishaw, McKenna, & Maaswinkel 1997). Convergent issues from neuropsychological human studies showed that amnesic patients with hippocampal damages had deficit to integrate idiothetic cues (Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud 2014, Gomez, Rousset, & Charnallet 2012, Philbeck, Behrmann, Levy, Potolicchio, & Caputy 2004, Worsley et al. 2001). Moreover, biasing the perceived speed of first-person path movies during a recognition task in humans increased the remember responses on accelerated paths (Cerles & Rousset 2012). Taken together, these results suggest an involvement of hippocampus in both episodic memory and spatial-updating with self-motion and suggested that spatial updating could support episodic memory.

The aim of the present study is to further assess whether spatial updating with self-motion is functionally linked to episodic memory. We used an interference paradigm with an episodic memory source recall task on words performed simultaneously to an unrelated-content spatial-updating task on object. If the integration of self-motion is supported by networks similar to episodic memory, their concomitant realization must

result in interference, decreasing performances in both remembering and spatial-updating even if the two tasks do not target the same informational content. The Farell and Robertson's (1998) protocol was used to induced spatial updating with self-motion. This protocol allows evaluating both the efficiency of spatial updating and its automatic component. In the Farell & Robertson's (1998) experiment, participants learned objects' position from one orientation. Then, they were blindfolded and they rotated to a new orientation. Finally they pointed to one object's position. In the updating condition, participants pointed from their new orientation, thus they have to accurately update their own position relative to objects during the rotation. In the control condition, participant made a two-way rotation, and then pointed from the starting orientation. In this condition, participants can both maintain the self-to-object relations learned before the rotation and/or accurately update their own position. In the ignoring condition, participants rotated but they pointed as if they did not moved, as if they were still in their starting orientation. In this last condition, participants had to maintain the self-to-object relations learned before the rotation and to ignore their rotation. Finally, in the imagining condition, participants did not move and had to imagine that they were facing to a new orientation and pointed from it. The results showed that responses in the updating condition were as accurate and fast as in the control condition. On the other hand, responses in the ignoring condition were similar than in the imagining condition and were less accurate and slower than in the updating and the control conditions. These results point out that the update of position with self-motion is effortless as participants were as efficient in the control as in the updating condition. Indeed, having supplementary visual self-to-object information did not enhance task performances. Moreover, updating is automatic as participants failed in the ignoring condition in which they only had to ignore their movement. Even if participants should not take

into account their own movement in the ignoring condition, they did and had to subsequently imagine that they were still in the starting orientation in the same manner than in the imagining condition.

In order to assess the effect of spatial updating with self-motion on episodic memory, we used the updating and the ignoring condition of the Farrell and Robertson's (1998) task. Participants first performed these spatial conditions alone and then performed these conditions while performing simultaneously a source recall task. If episodic memory and spatial updating share the same network, their simultaneous realization must lead to a mutual interference. Consequently, when the source recall task is present, performances in the updating condition should decrease as episodic memory interferes on spatial updating. Conversely, performances in the ignoring condition could increase if source recall makes spatial updating less efficient, producing then less disturbance on the maintenance of the egocentric information from the starting orientation. Moreover, even if the updating condition is easier than the ignoring condition, it should be more disturbing for episodic memory recall than the ignoring condition.

Method

Participants

Twenty-six undergraduate students at the University of Grenoble (age range 17-28, mean age 21.3, SD 2.4, 5 males) took part in the experiment for course credit. All participants were right-handed. They gave their written informed consent to participate in the experiment and were debriefed on the purpose of the study.

Material and procedure

The experiment procedure consists of three phases: (1) List learning, (2) the spatial task, and (3) a double-task phase in which participants performed simultaneously the spatial task and a source recall task.

The list learning phase was carried out in 2 x 2 m room. Participants learned three lists of 12 words successively. Each list was provided print on paper. Participants learned the list during 1.30 min and then verbally recalled it. Participants repeated this procedure three times for each list in order to insure that they memorized all the words. An experimenter presented the three lists to participants and recorded participants' immediate recall performances. The lists were constitute of French words of different categories extracted from the Grober & Bushke's task (Grober & Buschke 1987) (mean word frequency = 2.61 and mean word length in syllables = 2.61). This learning phase lasted approximatively 20 min.

Following the list learning, participants went to another room to make the spatial task and the double-task conditions. These were carried out in a 4 x 5 m room equipped with a Vicon 3D motion capture system and using E-Prime experimental software (Psychology Software Tools). Participants were equipped with three markers (one on their right forefinger and two on each shoulder) in order to allow the VICON system to continually capture and recorder movements of these body parts during the experiment.

Participants began with the spatial task alone. It was adapted from Farrell & Robertson's (Farrell & Robertson) experimental procedure using only the updating and ignoring conditions. Participants stood in the center of the room on a 2 x 2 m protractor. Starting and ending orientations were indicated on the protractor allowing the experimenter to accurately orient participants. Four objects of the room (a computer, a coat rack, a bin and a blackboard) were selected as target objects and kept the same position during the entire experiment. Participants performed the spatial task under two conditions. In the updating condition, after viewing the targets, participants were blindfolded and rotated to face a new direction.

Then, they pointed to the position of the named target from this new orientation. In the Ignoring condition, after viewing the targets, blindfolded participants also rotated but they had to ignore this rotation and to respond as if they were still facing the initial direction. In order to avoid effects led by trials' differences, the same trials were used in the two conditions. In the two conditions, participants were thus interrogated on the same target objet from the same orientation following the same amount of rotation with the same correct responses. Ten different trials were created, half of the direction rotation was clockwise and the amplitude of the rotation ranged between 180 and 270°.

Each spatial trial began with a starting orientation. Participants looked at the target objects and tried to memorize their positions as a function of their starting orientation during 8 sec. They were then blindfolded and informed about the experimental condition. Next, an experimenter touched participants on one shoulder, and they started to rotate around toward the side on which they were touched at their own normal speed of locomotion. When they reached the ending orientation, the experimenter touched their shoulder again, said stop and then named the target to which they had to point. They pointed to the target (either from its true orientation in the updating condition or from its starting orientation in the ignoring condition) with their right forefinger and validate verbally their pointing response to assess reaction times. Participants had to point as quickly and as accurately as possible, and to point using only one single decisive movement. Participants' verbal responses were recorded with a digital vocal recorder and their pointing responses were recorded with the Vicon system. Participants were then rotated to the starting orientation of the next trial, preventing them to have visual feedback on their pointing performance's accuracy.

In the double-task condition, participants performed simultaneously the two spatial task conditions and a source recall task. The source

recall task began when participants started to rotated. They heard a word 2 s after the beginning of the rotation and had to decide to which learned list the word belonged (i.e., either the list 1, 2 or 3). Participants had to respond verbally before the end of the rotation, as accurately as possible. If participants did not respond before the end of the rotation, they had to respond immediately after being stopped by the experimenter. Their responses were recorded by a digital vocal recorder. After the rotation ended, participants pointed to one target as they did in the spatial task alone. Twenty among the 36 learned words were selected for the source recall task. They were pronounced by a neutral male voice through speakers centered above the participants' head. Words used in each spatial condition were counterbalanced across two groups.

Participants were first trained to spatial conditions with 3 trials in each condition. Participants began the experimental phase with 10 trials in the spatial task condition (5 in each condition), then they made 20 trials in the double-task condition (10 in each condition) and they finished the experiment with again 10 trials in the spatial task conditions. This order was chosen to avoid training and learning effects for the comparison of the spatial task and the double-task comparison which allow assessing the effect of episodic memory retrieval on spatial performances. The rotation trials used in the spatial task and the double-task conditions were identical. The order of spatial condition presentation in both the spatial task and the double-task conditions was randomized. Performing the spatial task and the double-task phases lasted approximately 1 hour.

Statistical analysis

ANOVAs were performed on both reaction times (RTs) and accuracy on the source recall and the spatial task performances. Analyses on source recall performances used the spatial task conditions (Updating vs. Ignoring) as a within-subject factor. Analyses on spatial task performances used two within-subject factors:

the spatial condition (Updating vs. Ignoring) and the experimental phase (single task -- absence of the source recall task vs. double-task condition -- presence of the source recall task). Accuracy on spatial task was analyzed by using the mean angular errors computed from the VICON system recording.

Results

Source recall performance

There was no effect of spatial condition on accuracy, $F(1,25) = 2.36$; $p = .14$; $MSE = 0.02$; $\eta^2_p = 0.08$. Participants had an average of 57 % correct responses ($se = 2$) (chance level = 0.33, $t(25) = 11.20$; $p < .05$). The analysis on RTs showed a significant effect of spatial condition, $F(1,25) = 6.18$; $p < .05$; $MSE = 355262$; $\eta^2_p = 0.20$ (see. Figure 1C). Participants responded faster to the source recall task when they simultaneously performed the ignoring than the updating condition.

Spatial task performance

The analysis on mean angular errors showed a significant effect of the spatial condition, $F(1,25) = 34.85$; $p < .01$; $MSE = 258.65$; $\eta^2_p = 0.58$, participants were more accurate in the updating ($M = 20.11^\circ$, $SE = 1.83$) than the ignoring condition ($M = 38.73^\circ$,

$SE = 2.58$). This result replicates Farrell and Robertson's (1998) results. The experimental phase had no main effect on angular error ($F < 1$) but, crucially, the interaction with the spatial condition was significant, $F(1,25) = 7.67$; $p < .05$; $MSE = 90.60$; $\eta^2_p = 0.23$. The Figure 1A displays the Spatial condition*Experimental phase effect. In the updating condition, participants were significantly more accurate when they performed it alone than when they simultaneously made the source recall task $F(1,25) = 5.17$; $p < .05$; $MSE = 61.27$. This did not happened in the ignoring condition, $F(1,25) = 3.11$; $p = .09$; $MSE = 121.99$. Indeed, even if this effect failed to reach significance, it would be nevertheless in the opposite way, participants being less accurate during the single spatial task condition than in the double-task condition. Taken together, these results suggest that performing simultaneously an episodic memory recall makes the updating spatial task harder whereas it does not on the ignoring task.

The analysis on RTs showed only a significant main effect of the spatial condition, $F(1,25) = 64.11$; $p < .01$; $MSE = 2458276$; $\eta^2_p = 0.72$. In accordance with Farrell and Robertson's (1998) results, participants

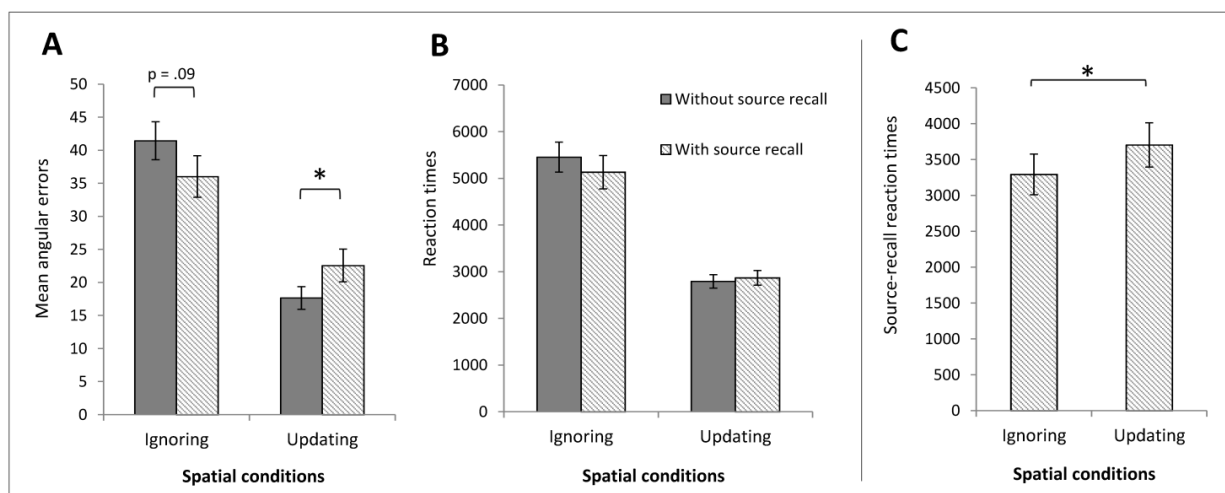


Figure 1. **A:** Mean angular errors and standard errors to the spatial task as a function of spatial conditions and the experimental phase (without vs. with source recall). **B:** Reaction times and standard errors to the spatial task as a function of spatial conditions and the experimental phase (without vs. with source recall). **C:** Reaction times and standard errors to the source recall task as a function of spatial conditions.

responded faster in the updating ($M = 2831$ ms, $SE = 146$) than in the ignoring condition ($M = 5293$ ms, $SE = 316$).

In addition, Farrell and Robertson (1998) found specific relationships between the rotation magnitude and the spatial conditions, a linear relationship in the updating condition and a quadratic relationship in the ignoring condition. An ANOVA was conducted to verify that these effects were still present in this experimental setting. Results indicated a significant interaction between rotation magnitude and spatial conditions on both RTs, $F(4,100) = 9.72$; $p < .01$; $MSE = 2443586$; $\eta^2_p = 0.28$ and accuracy, $F(4,100) = 34.85$; $p < .01$; $MSE = 258.65$; $\eta^2_p = 0.58$. This interaction was not modulated by the experimental phase (i.e., with vs. without source recall), neither on RTs, $F(4,100) = 1.49$; $p = .21$; $MSE = 2124224$; $\eta^2_p = 0.06$, nor on accuracy, $F(4,100) = 1.87$; $p = .12$; $MSE = 375.80$; $\eta^2_p = 0.07$ (see Figure 2). In order to specify the relationship between spatial condition and the rotation magnitude, the effect of angle was analyzed and decomposed separately for each spatial condition. Analyses on the updating condition did not showed effect of the rotation magnitude, neither on RT, $F(4,100) = 1.53$; $p = .20$; $MSE = 193466$; $\eta^2_p = 0.06$, nor on accuracy, $F(4,100) = 1.96$; $p = .11$; $MSE =$

185.59; $\eta^2_p = 0.07$. Conversely, analyses on the ignoring condition showed significant effects of rotation magnitude on both RTs, $F(4,100) = 13.13$; $p < .01$; $MSE = 2164810$; $\eta^2_p = 0.34$, and accuracy, $F(4,100) = 11.32$; $p < .01$; $MSE = 358.90$; $\eta^2_p = 0.31$. A trend analysis on RTs indicated a significant linear, $F(1,25) = 8.79$; $p < .01$; $r^2 = 0.14$, and a significant strong quadratic relationship, $F(1,25) = 33.65$; $p < .01$; $r^2 = 0.83$, between the rotation magnitude and reaction times in the ignoring condition. Likewise, a trend analysis on accuracy indicated a significant quadratic relationship, $F(1,25) = 30.93$; $p < .01$; $r^2 = 0.97$, between the rotation magnitude and reaction times in the ignoring condition but no linear relationship, $F(1,25) = 1.31$; $p = .26$; $r^2 = 0.03$.

Discussion

The present experiment was designed to test a mutual interference effect between episodic memory and spatial updating with-self motion. Results showed that episodic memory recall is slower when participants simultaneously performed a spatial updating task, just like spatial updating is less efficient when a source recall task is made simultaneously. These findings suggest that spatial updating with self-motion is functionally linked to episodic

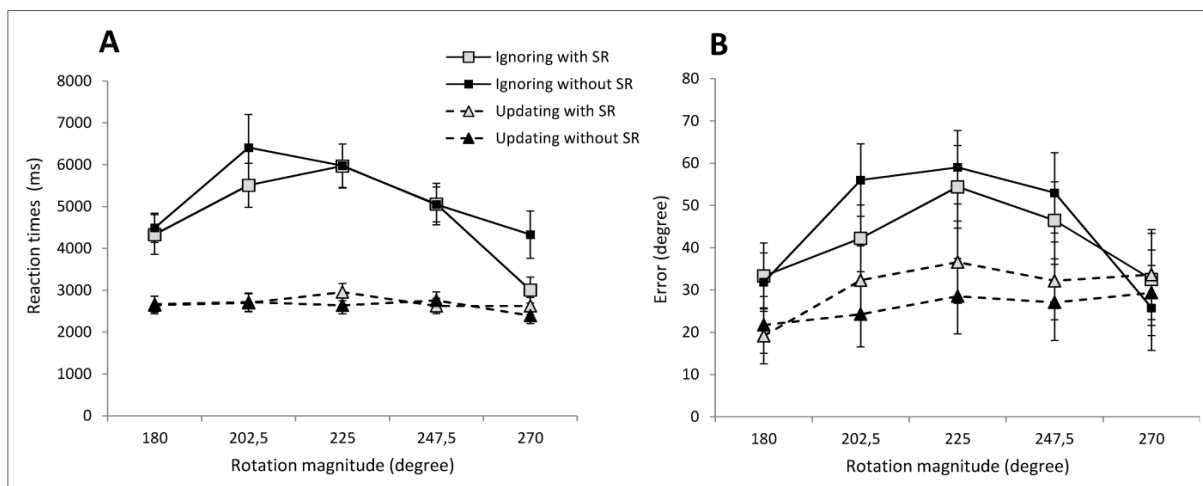


Figure 2. **A:** Mean reaction time and standard errors in milliseconds (ms) to the spatial task as a function of rotation magnitude and experimental conditions. **B:** Mean angular pointing errors and standard errors in degree to the spatial task as a function of rotation magnitude and experimental conditions. SR = Source Recall.

memory, providing basis for models of episodic memory.

The experimental procedure used in the present experiment integrated the Farell and Robertson's (1998) procedure that was originally used to demonstrate the automatic nature of spatial updating. We replicated numerous results of Farell and Robertson's (1998) study, suggesting that, in this experiment, an automatic spatial updating with self-motion was successfully induced. Indeed, participants' spatial performances were greatly better in the updating than in the ignoring condition. Moreover, rotation magnitude had no effect on accuracy and reaction in the updating condition whereas it had an effect in the ignoring condition. The quadratic relationship between ignoring condition performances and rotation magnitude indicates that, in the ignoring condition, participants performed mental rotation after rotation to align their actual orientation with their initial imagined orientation as they failed to ignore their own rotation. On the contrary, the absence of relationship in the updating condition suggests that the spatial updating took place during the rotation. These findings support the idea that participants automatically update their self-to-objects relationships during the rotation.

Importantly we found that automatic spatial updating with self-motion interferes with source recall. This interference effect could not be explained by non-spatial factors resulting from the double-task situation such as difficulty or high cognitive resource. Indeed, only the updating task interfered with source recall, the spatial performances in the ignoring condition being not influenced by source recall (or in an opposite way, a tendency indicating that source recall enhanced spatial performances of the ignoring condition). However, the ignoring condition was the hardest, effortful cognitive resources were required to consciously inhibit the displacement during the rotation in this condition. On the contrary, the updating condition was the easiest as participants only

need to update their own orientation in space during the rotation which was operated automatically, leaving a lot of attentional resources devoted to source recall. Despite this difference between spatial conditions in terms of controlled/automatic processing (Shiffrin & Schneider 1977), source recall was impaired in the condition which only required automatic processing, source recall reaction times being faster in the ignoring than in the updating condition.

It is important to notice that the source recall did not directly involve neither spatial, nor dynamic component. Moreover, the source recall and the spatial task have unrelated contents. The recall is about word list encoding happened in a different place whereas the rotation task is about object positions in the actual room. These distinct contents of both tasks showed that the interference effect of the present experiment is not a specific disturbance effect of spatial updating on episodic memory related to shared information between both tasks. Conversely, it appears that this interference effect takes place at the level of common mechanisms between episodic memory and spatial updating. These mechanisms cannot thus operate efficiently as they were recruited for both remembering and spatial updating. This hypothesis explains our configuration of results with spatial updating increasing source recall reaction times and source recall increasing spatial updating errors. The sharing of common mechanisms between source recall and spatial updating should indeed disturb the execution of these processes when they are performed simultaneously. This will have consequences on source recall which will work slowly until its final accomplishment. On the contrary, spatial updating is a continuous process which requires constant integration of ongoing self-motion information, one disturbance at one time, or slower processing of this information, are enough to lead to incorrect estimation of orientation and thus to increase errors.

These mutual interference effects between an ongoing processing of self-motion

information and episodic memory suggest that the ability to track the movement of the body in space would be involved in remembering. This involvement does not concern only the recollection of dynamic events but the general process of recollection itself as static event recollection are also disturbed by spatial updating. Indeed, it has been proposed that “movement is the primary source of the brain’s ability to remember past experiences and plan future actions” (Buzsáki & Moser 2013)(p.136). This proposal is present in models of episodic memory that consider episodic memory as the encoding and retrieval of spatiotemporal trajectories (Buzsáki 2005, Buzsáki & Moser 2013, Hasselmo 2012). The functional link between ongoing spatial updating and remembering is also congruent with electrophysiological studies on theta rhythm. Theta rhythm has been associated, in rats, with memory encoding and retrieval (Hasselmo, Bodelon, & Wyble 2002) and with volitional movement. Indeed, theta-rhythm is modulated by self-motion speed and is link to movement initiation (Watrous, Fried, & Ekstrom 2011). A recent study investigated the link between volitional movement-related theta rhythm and self-directed learning in humans (Kaplan et al. 2012). This study evidenced movement initiation-related theta rhythm and a stronger theta rhythm power during volitional movement than stationary periods in humans. More interestingly, an increase in theta rhythm power localized in the hippocampus during stationary periods predicted subsequent performances to a spatial memory task (i.e., placed an object on its initial position in the environment). Moreover, activity in the hippocampus during self-initiated movement also predicted subsequent spatial memory performances. This is congruent with studies on active/passive navigation demonstrating better subsequent spatial memory performances when participants actively moved during encoding than when they passively saw path movies (e.g, Sun, Chan, & Campos 2004, Tan, Gergle, Scupelli, & Pausch 2006). Results of the present study are in

agreement with an involvement of active movement in spatial memory and go beyond as they indicated that the movement involvement is not restricted to spatial aspects of memory but also support non-spatial encoding and retrieval.

Some recent experiments (Gomez, Cerles, Rousset, Le Bas, & Baciú 2013, Gomez, Rousset, & Baciú 2009) support the involvement of first-person navigation in non-spatial episodic memory encoding. They showed highest subsequent word memory performances when words were encoded embodied in a task maximizing an egocentric spatial updating process. These authors suggest that episodic memory encoding and retrieval relied on a continuous and dynamic egocentric processing allowing the recreation of first-person perspective on recollected events (Gomez et al. 2012). Our study adds complementary evidence by showing that dynamic egocentric processing does not only enhance memory encoding but is also involved during recollection. Spatial updating with self-motion provided the fundamental sense of being in space, by constantly and continuously located ourselves inside the environment. Thus, its simulation should be able to locate the rememberer in the mental space of the memory, giving rise to the subjective experience of mental travel by situate him/her elsewhere than in the real space. Indeed, a recent experiment provided a striking example of the importance of being located inside its body in space to correctly memorize (Bergouignan, Nyberg, & Ehrsson 2014). This study showed that when participants had an out-of-body experience, they encode less information about an ecological real-life social event than when they perceived the world from a perspective centered on their real own body. As spatial updating with-self motion delivers an embodiment of the body in real and recollected space, a model of episodic memory bases on this processing should be obviously linked to grounded models of episodic memory (Barsalou 2008, Conway 2001, Rubin 2006). These models suggest that self-perception of

multisensory information derived from the body directly influences episodic memory encoding and retrieval. In this framework, the present study provides insights for a functional link between ongoing spatial updating with self-motion and episodic memory retrieval. Indeed, spatial updating could provide the subjective sense of being elsewhere than in the real space when remembering, and thus be at the root of autothetic consciousness.

References

- Barsalou, L. W. (2008) Grounded cognition. *Annual review of psychology* 59: 617-645.
- Bergouignan, L., Nyberg, L. & Ehrsson, H. H. (2014) Out-of-body-induced hippocampal amnesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(12): 4421-4426.
- Burgess, N. (2008) Spatial cognition and the brain. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1124(1): 77-97.
- Buzsáki, G. (2005) Theta rhythm of navigation: link between path integration and landmark navigation, episodic and semantic memory. *Hippocampus* 15(7): 827-840.
- Buzsáki, G. & Moser, E. I. (2013) Memory, navigation and theta rhythm in the hippocampal-entorhinal system. *Nature neuroscience* 16(2): 130-138.
- Cerles, M. & Rousset, S. (2012) Bias in self-motion perceived speed can enhance episodic memory. *Cognitive processing* 13(1): 121-124.
- Conway, M. A. (2001) Sensory-perceptual episodic memory and its context: autobiographical memory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 356: 1375-1384.
- Etienne, A. S. & Jeffery, K. J. (2004) Path integration in mammals. *Hippocampus* 14(2): 180-192.
- Farrell, M. J. & Robertson, I. H. (1998) Mental rotation and the automatic updating of body-centered spatial relationships. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition* 24(1): 227-232.
- Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S., Le Bas, J.-F. & Baciú, M. (2013) Ongoing egocentric spatial processing during learning of non-spatial information results in temporal-parietal activity during retrieval. *Frontiers in psychology* 4: 366.
- Gomez, A., Rousset, S. & Baciú, M. (2009) Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. *Acta psychologica* 132(3): 221-227.
- Gomez, A., Rousset, S., Bonniot, C., Charnallet, A. & Moreaud, O. (2014) Deficits in egocentric-updating and spatial context memory in a case of developmental amnesia. *Neurocase*: 1-18. <http://dx.doi.org/10.1080/13554794.2014.890730>
- Gomez, A., Rousset, S. & Charnallet, A. (2012) Spatial deficits in an amnesic patient with hippocampal damage: questioning the multiple trace theory. *Hippocampus* 22(6): 1313-1324.
- Grober, E. & Buschke, H. (1987) Genuine memory deficits in dementia. *Developmental neuropsychology* 3(1): 13-36.
- Hasselmo, M. E. (2009) A model of episodic memory: mental time travel along encoded trajectories using grid cells. *Neurobiology of learning and memory* 92(4): 559-573.
- Hasselmo, M. E. (2012) How we remember: brain mechanisms of episodic memory, The MIT press.
- Hasselmo, M. E., Bodelon, C. & Wyble, B. (2002) A proposed function for hippocampal theta rhythm: separate phases of encoding and retrieval enhance reversal of prior learning. *Neural computation* 14(4): 793-817.
- Kaplan, R., Doeller, C. F., Barnes, G. R., Litvak, V., Düzel, E., Bandettini, P. a. & Burgess, N. (2012) Movement-related theta rhythm in humans: coordinating self-directed hippocampal learning. *PLoS biology* 10: e1001267.
- McNaughton, B. L., Battaglia, F. P., Jensen, O., Moser, E. I. & Moser, M.-B. (2006) Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'. *Nature Reviews Neuroscience* 7(8): 663-678.
- Mittelstaedt, M. L. & Mittelstaedt, H. (1980) Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften* 67(11): 566-567.
- O'Keefe, J. & Nadel, L. (1978) The hippocampus as a cognitive map., Clarendon Press.
- Pavlides, C. & Winson, J. (1989) Influences of hippocampal place cell firing in the awake state on the activity of these cells during subsequent sleep episodes. *The Journal of neuroscience* 9(8): 2907-2918.
- Philbeck, J. W., Behrmann, M., Levy, L., Potolicchio, S. J. & Caputy, A. J. (2004) Path integration deficits during linear locomotion after human medial temporal lobectomy.

- Journal of cognitive neuroscience 16(4): 510-520.
- Riecke, B. E., Heyde, M. & Bülthoff, H. H. (2001) How real is virtual reality really? Comparing spatial updating using pointing tasks in real and virtual environments. *Journal of Vision* 1(3): 321-321.
- Rubin, D. C. (2006) The basic-systems model of episodic memory. *Perspectives on Psychological Science* 1(4): 277-311.
- Scoville, W. B. & Milner, B. (1957) Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of neurology, neurosurgery, and psychiatry* 20: 11-21.
- Shiffrin, R. M. & Schneider, W. (1977) Controlled and automatic human information processing: II. Perceptual learning, automatic attending and a general theory. *Psychological review* 84(2): 127-190.
- Simons, D. J. & Wang, R. F. (1998) Perceiving real-world viewpoint changes. *Psychological Science* 9(4): 315-320.
- Squire, L. R. (1992) Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychological review* 99(2): 195-231.
- Sun, H.-J., Chan, G. S. W. & Campos, J. L. (2004) Active navigation and orientation-free spatial representations. *Memory & Cognition* 32(1): 51-71.
- Tan, D. S., Gergle, D., Scupelli, P. & Pausch, R. (2006) Physically large displays improve performance on spatial tasks. *ACM Transactions on Computer-Human Interaction (TOCHI)* 13(1): 71-99.
- Tulving, E. (2001) Episodic memory and common sense: how far apart? *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 356(1413): 1505-1515.
- Tulving, E. (2002) Episodic memory: From mind to brain. *Annual review of psychology* 53(1): 1-25.
- Watrous, A. J., Fried, I. & Ekstrom, A. D. (2011) Behavioral correlates of human hippocampal delta and theta oscillations during navigation. *Journal of Neurophysiology* 105(4): 1747-1755.
- Whishaw, I. Q., Hines, D. J. & Wallace, D. G. (2001) Dead reckoning (path integration) requires the hippocampal formation: Evidence from spontaneous exploration and spatial learning tasks in light (allothetic) and dark (idiothetic) tests. *Behavioural brain research* 127(1): 49-69.
- Whishaw, I. Q. & Jarrard, L. E. (1996) Evidence for extrahippocampal involvement in place learning and hippocampal involvement in path integration. *Hippocampus* 6(5): 513-524.
- Whishaw, I. Q. & Maaswinkel, H. (1998) Rats with fimbria-fornix lesions are impaired in path integration: a role for the hippocampus in "sense of direction". *The Journal of neuroscience* 18(8): 3050-3058.
- Whishaw, I. Q., McKenna, J. E. & Maaswinkel, H. (1997) Hippocampal lesions and path integration. *Current opinion in neurobiology* 7(2): 228-234.
- Worsley, C. L., Recce, M., Spiers, H. J., Marley, J., Polkey, C. E. & Morris, R. G. (2001) Path integration following temporal lobectomy in humans. *Neuropsychologia* 39(5): 452-464.

Tableau 4 : **Tableau synthétique des études de l'axe 2**

	Etude 5	Etude 6	Etude 7	Etude 8	Etude 9
Principe	Effet à l' encodage	Effet d' interférence en récupération	Effet d' interférence en récupération	Effet d' interférence en récupération	Effet d' interférence en récupération
Procédure	Reprise du protocole de Gomez et al (2013)	Adaptation du protocole de Gomez et al (2013) à une situation d'interférence	Adaptation du protocole de Simons & Wang (1998) à une situation d'interférence	Adaptation du protocole de Simons & Wang (1998) à une situation d'interférence	Adaptation du protocole de Farrell & Robertson (1998) à une situation d'interférence
Manipulation de la MJE	Réalité virtuelle (visuel)	Réalité virtuelle (visuel)	Déplacement réel	Ø manip MJE	Déplacement réel
	Vidéo de trajet à la 1 ^{ère} personne. Pointer la position d'un objet par rapport à sa position d'arrivée	Similaire à l'étude 5	Rotation autour d'une plate-forme dont les objets sont masqués. Indiquer l'objet ayant été déplacé	Condition d'intérêt : condition égocentree de l'étude 7	Rotation sur soi les yeux fermés. Pointer la position d'un objet de l'environnement les yeux fermés.
Conclusion sur la manipulation de la MJE	MJE partielle (non automatique)	MJE partielle (non automatique)	Incertitude sur le processus utilisé. Suspicion d'utilisation d'une stratégie allocentree basée sur les repères externes	Ø manip MJE	MJE automatique et irrépressible
Conditions de comparaison	Tâche allocentree : Trajet en survol Pointer la direction d'un objet par rapport à un autre objet	Similaire à l'étude 5	Tâche allocentree : déplacement d'une plateforme. Rotation mentale des objets. Tâche égocentree : déplacement d'une plateforme et du participant. Maintien des informations égocentrees	Condition allocentree de l'étude 7	Condition ignorer : Rotation sur soi les yeux fermés. Pointer la position d'un objet depuis son point de départ (comme si n'avait pas bougé)
Tâche de mémoire épisodique	Rappel (+ RK), Reconnaissance (+ RK), Rappel de source, tâche de binding	Rappel de source	Rappel de source	Rappel de source (comparé à une tâche sémantique de similitude)	Rappel de source
Effet de la MJE sur la mémoire épisodique	Ø effet de la MJE	Effet d'interférence de la condition MJE sur les TR au rappel de source	Ø effet de la condition MJE Effet d'interférence du rappel de source sur la condition Ego	Effet de la condition Ego sur les TR au rappel de source	Effet de la condition MJE sur les TR au rappel de source

Chapitre 6. Le lien entre la mémoire épisodique et la mise à jour égocentrée : études en neuropsychologie

Preamble

Le modèle de Gomez et collaborateurs propose que l'hippocampe sous-tende la mémoire épisodique mais également la mise à jour égocentrée. L'hippocampe, par son rôle dans la mise à jour égocentrée, serait ainsi à même lors de l'évocation d'un souvenir en mémoire épisodique, de générer une sensation de conscience autoévidente. Cette hypothèse peut être évaluée en recherchant une co-occurrence de déficits en mise à jour égocentrée et en mémoire épisodique chez des patients présentant une lésion de l'hippocampe. Les patients ayant une amnésie antérograde hippocampique présentent des lésions restreintes à l'hippocampe. Ils constituent donc un modèle pertinent pour mettre à l'épreuve cette hypothèse. S'il est communément admis que ces patients présentent bien des troubles de la mémoire épisodique, nous verrons que la caractérisation des troubles spatiaux spécifiques dont ils souffrent peut être sujette à débat et est de fait toujours en évolution. Une autre pathologie touchant spécifiquement la structure hippocampique est la maladie d'Alzheimer. Cette maladie neurodégénérative touche dans un premier temps l'hippocampe avant de s'étendre au reste du cerveau. La présence d'une évolution dans la maladie et le nombre considérable de personnes qui en sont atteintes en fait une pathologie pertinente pour l'étude du lien mémoire épisodique-mise à jour égocentrée. En effet, si ces deux processus sont liés, alors une co-évolution spécifique de ceux-ci avec l'avancée dans la maladie devrait être observée. De plus, l'hippocampe étant touché précocement dans cette maladie, un déficit précoce de la mise à jour égocentrée devrait également être observé, ce qui serait d'un intérêt pratique important pour le dépistage et la prise en charge précoce de cette maladie.

Dans une première partie, nous examinerons le substrat cérébral de la mise à jour égocentrée ainsi que le lien causal que celle-ci partage avec la mémoire épisodique, sous l'angle d'études en neuropsychologie. Nous aborderons tout d'abord les bases cérébrales de l'actualisation de sa position dans l'espace en les reliant à l'analyse des performances spatiales de patients présentant

une lésion pure de l'hippocampe. Nous présenterons ensuite les déficits spatiaux présents dans maladie d'Alzheimer afin d'évaluer si l'hypothèse selon laquelle un trouble de la mise à jour égocentrée serait présent dans cette maladie est pertinente. Dans une seconde partie, nous testerons expérimentalement cette hypothèse en évaluant le processus de mise à jour égocentrée automatique en ligne dans la maladie d'Alzheimer.

A. Les bases cérébrales de l'actualisation de sa¹¹ position dans l'espace

A.1. Le substrat de l'actualisation de sa position chez l'animal

Le substrat cérébral de la mise à jour égocentrée peut être rapproché du substrat cérébral de l'intégration de trajet, ces deux processus reposant tout deux sur l'intégration continue des informations sensorimotrices issues du déplacement de soi afin d'actualiser sa position dans l'espace, que ce soit par rapport à son point de départ (dans l'intégration de trajet) ou par rapport aux éléments de l'environnement (dans la mise à jour égocentrée) (Burgess, 2008b). Le processus primordial sous-tendant les performances, à la fois en intégration de trajet et en mise à jour égocentrée, est une actualisation efficace de sa position dans l'espace.

L'étude du substrat cérébral de l'actualisation de sa position dans l'espace se base principalement sur des données neurophysiologiques issues d'expérimentations chez le rat. Chez l'animal, ce substrat semble clairement établi. Concernant le processus spécifique d'intégration de trajet, celui-ci reposerait sur l'intégrité du lobe temporal médian (Maaswinkel, Jarrard, & Whishaw, 1999; Whishaw & Maaswinkel, 1998; Whishaw, McKenna, & Maaswinkel, 1997) mais également du cortex pariétal postérieur (PPC) (Husain & Nachev, 2007). Le rôle de l'hippocampe serait de calculer en continu le chemin le plus court pour revenir au point de départ grâce à l'actualisation de sa position dans l'espace, via l'intégration des informations idiothétiques de déplacement (O'Keefe & Nadel, 1978). Le rôle du PPC serait d'utiliser les signaux de position émanant du lobe temporal médian pour calculer la trajectoire vers le but désiré (Calton & Taube, 2009; Whitlock, Sutherland, Witter, Moser, & Moser, 2008).

Le processus de mise à jour égocentrée reposerait sur des bases similaires et impliquerait de plus les aires inférieure et supérieure du cortex pariétal et le précuneus (Andersen, Snyder, Bradley, & Xing, 1997; Medendorp, Goltz, Vilis, & Crawford, 2003) qui maintiendraient des représentations égocentrées transitoires du lien aux objets environnants. Ces représentations

¹¹ L'actualisation de position dont nous parlons dans ce chapitre renvoie à une position toute particulière qui est celle de son propre corps lors d'un déplacement. Afin de pointer la spécificité de cette position, nous employons le déterminant « sa » pour parler de cette position spécifique.

seraient automatiquement mises à jour au fur et à mesure que l'animal se déplace grâce à l'intégration des informations idiothétiques issues du déplacement (Colby & Goldberg, 1999). La mise à jour de ces représentations est cruciale pour pouvoir agir rapidement sur les objets environnants, certaines études ayant également montré une implication du cortex prémoteur dans la mise à jour spatiale, cortex qui serait impliqué dans la préparation à l'action (Andersen, Snyder, Bradley, & Xing, 1997; Churchland, Byron, Ryu, Santhanam, & Shenoy, 2006).

En résumé, les études chez l'animal ont, d'une part permis de mettre en évidence deux structures cérébrales cruciales pour l'actualisation de sa position dans l'espace que sont l'hippocampe et le cortex pariétal et, d'autre part, établi que si la mise à jour égocentrée et l'intégration de trajet partagent des processus communs, ils constituent cependant deux entités distinctes.

A.2. Le modèle animal applicable à l'homme ?

Chez l'homme, les bases cérébrales de l'actualisation de sa position dans l'espace sont basées sur des études en neuroimagerie ou auprès de patients cérébrolésés. Bien que les résultats obtenus chez l'homme soient concordants avec ceux obtenus chez l'animal, ils sont plus ambigus et ne permettent donc pas d'appliquer tel quel le modèle animal à l'homme.

Concernant le rôle du cortex pariétal, celui-ci est impliqué dans le traitement des signaux sensoriels émanant du déplacement de soi (Kahane, Hoffmann, Minotti, & Berthoz, 2003). De plus, des études sur des patients cérébrolésés (Farrell & Robertson, 2000) et en neuroimagerie (Seemungal, Rizzo, Gresty, Rothwell, & Bronstein, 2008; Wolbers, Hegarty, Büchel, & Loomis, 2008) suggèrent une implication de cette structure lors de tâches d'intégration de trajet et de mise à jour. Cependant, d'autres études chez des patients présentant une lésion pariétale montrent à l'inverse une préservation des performances dans des tâches de mise à jour (Philbeck, Behrmann, Black, & Ebert, 2000).

Le rôle de l'hippocampe est également ambigu chez l'homme. Plusieurs études font état de déficits d'intégration de trajet et de mise à jour chez des patients hippocampolésés (Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud, 2014; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012; Philbeck, Behrmann, Levy, Potolicchio, & Caputy, 2004; Worsley et al., 2001). De plus, une étude en neuroimagerie a révélé des activations de l'hippocampe lors d'une intégration de trajet sur la base d'informations visuelles (Wolbers, Wiener, Mallot, & Büchel, 2007). En revanche, d'autres études en neuropsychologie ont montré une préservation des performances en intégration de trajet chez des patients présentant des lésions de l'hippocampe (Kim, Sapiurka, Clark, & Squire, 2013; Shrager, Kirwan, & Squire, 2008).

Les résultats contradictoires obtenus chez l'homme, même s'ils vont parfois dans le sens des données obtenues chez l'animal, empêchent d'assimiler trop directement le fonctionnement cérébral de l'actualisation de sa position observé chez l'animal à son fonctionnement probable chez l'homme. Il apparaît néanmoins que, comme le propose Gomez et collaborateurs, l'hippocampe puisse jouer un rôle dans l'actualisation de sa position chez l'homme. Afin d'évaluer plus finement le rôle que peut jouer l'hippocampe dans la cognition spatiale chez l'homme et pour mieux comprendre l'origine des résultats contradictoires ayant été observés, il est nécessaire de considérer plus en détails les configurations de résultats obtenus chez des patients présentant une amnésie hippocampique antérograde. La qualification du déficit spatial présent chez ces patients nécessite de considérer tout d'abord la distinction entre le traitement allocentré et la mise à jour égocentrée, mais également dans un second temps, la distinction entre un déficit en mise à jour égocentrée et un déficit en intégration de trajet. La prise en compte de ces deux distinctions impose de fait d'analyser en détails les paradigmes expérimentaux utilisés et les processus spatiaux sous-jacents.

B. Le modèle amnésique : spécifier les troubles spatiaux dus à des lésions hippocampiques chez l'homme

B.1. L'implication de l'hippocampe dans le traitement allocentré

Les patients ayant une lésion de l'hippocampe ont des troubles spatiaux multiples (voir la méta-analyse de Kessels, de Haan, Kappelle, & Postma, 2001). Ils présentent des atteintes aussi bien dans des tâches dites de labyrinthe (i.e., tâches dans lesquelles les patients doivent apprendre des séquences de déplacements) que dans des tâches de mémoire de travail spatiale (tâches dans lesquelles les participants doivent maintenir les agencements spatiaux des éléments en mémoire), ainsi que dans des tâches de positionnement (tâches dans lesquelles les participants doivent indiquer la position métrique des éléments) et dans des tâches de mémoire de localisation d'objets (tâches nécessitant de mémoriser les liens objet-position). Ces troubles spatiaux apparaissent également dans des tâches de navigation, que ce soit lors d'une évaluation en situation réelle (Bell, 2012; Hort et al., 2007) ou en réalité virtuelle (Weniger, Ruhleder, Lange, & Irle, 2012). Face à ces atteintes diverses de la cognition spatiale, la spécification du rôle de l'hippocampe s'est appuyée sur des études mettant en lumière des oppositions entre des déficits et des préservations sur certaines tâches.

Ainsi, l'implication classique de l'hippocampe dans la création de cartes cognitives allocentrées s'est appuyée sur l'évaluation de patients hippocampolésés dans des tâches de

mémoire spatiale basées sur le changement de point de vue entre l'apprentissage et le test. Ces tâches ont mis en évidence une dissociation entre un déficit lors d'un changement de point de vue et une préservation lorsque le point de vue reste identique. Le protocole couramment utilisé dans ces expériences consiste à demander aux participants d'effectuer des tâches de mémoire spatiale depuis un point de vue en récupération similaire ou non au point de vue adopté à l'encodage. La façon d'adopter le nouveau point de vue entre l'apprentissage et le test (i.e., par un déplacement du participant ou non) peut varier selon les études. Dans une vue dichotomique de la cognition spatiale basée uniquement sur les traitements allocentré/égocentré de l'espace, les participants peuvent utiliser un traitement égocentré de l'espace dans la condition point de vue similaire en se référant aux positions des éléments par rapport à soi encodées à l'apprentissage. À l'inverse, ils doivent avoir recours à un traitement allocentré dans la condition point de vue différent en réalisant la tâche sur la base du lien entre les positions spatiales des éléments et d'autres indices environnementaux. Les résultats des études utilisant ce type de procédure indiquent que les patients ont des performances identiques à celles des participants contrôles dans la condition point de vue similaire alors qu'ils sont déficitaires dans la condition point de vue différent (Abrahams, Pickering, Polkey, & Morris, 1997; Feigenbaum & Morris, 2004; Hartley et al., 2007; Holdstock et al., 2000; King, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2002; King, Trinkler, Hartley, Vargha-Khadem, & Burgess, 2004; Morris, Pickering, Abrahams, & Feigenbaum, 1996; Parslow et al., 2005). Ceci indique alors, si l'on se restreint à la dichotomie allocentré/égocentré, que l'hippocampe serait impliqué dans le traitement allocentré de l'espace mais pas dans le traitement égocentré. Des études de navigation vont également dans ce sens (Astur, Taylor, Mamelak, Philpott, & Sutherland, 2002; Goodrich-Hunsaker & Hopkins, 2010; Goodrich-Hunsaker, Livingstone, Skelton, & Hopkins, 2010 mais voir Bohbot et al., 1998). Elles indiquent que ces patients présentent des déficits pour utiliser les indices environnementaux distants dans des versions en réalité virtuelle des tests de type labyrinthes utilisés chez le rat (e.g., le labyrinthe de Morris, Morris, 1984 ou le labyrinthe radial à bras, Olton & Samuelson, 1976). De même, en situation réelle, les patients amnésiques présentent des difficultés pour retenir des positions sur la base d'indices environnementaux distants (Banta Lavenex, Colombo, Ribordy Lambert, & Lavenex, 2014).

En résumé, ces études indiquent que les patients présentant des atteintes de l'hippocampe seraient déficitaires pour traiter les éléments environnants. Cette capacité se baserait sur un traitement allocentré de l'espace et sur une prise en compte des informations allothétiques. Cependant, cette conclusion peut être contredite si l'on prend en compte le processus de mise à jour égocentrée. En effet, dans le cas des expériences où le point de vue change entre

l'apprentissage et le test (e.g., King, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2002; King, Trinkler, Hartley, Vargha-Khadem, & Burgess, 2004), la tâche de mémoire spatiale peut être réalisée via la simulation d'un déplacement pour s'apparier au point de vue initialement appris. De même, dans le cas où le changement de point de vue s'effectue grâce à un déplacement du patient (Feigenbaum & Morris, 2004; Holdstock et al., 2000), il est possible que la mise à jour ne se soit pas effectuée si celle-ci est déficitaire, rendant beaucoup plus difficile la réalisation de la tâche.

B.2. Dissocier un déficit allocentré d'un déficit dans le traitement des informations idiothétiques

Gomez et collaborateurs ont proposé que les déficits spatiaux observés dans les expériences de changement de point de vue soient dus à un déficit en mise à jour égocentrée et non à un déficit allocentré. Afin de départager ces deux explications, ces auteurs ont élaboré une procédure expérimentale permettant d'isoler un déficit dans l'intégration des informations idiothétiques (processus crucial dans le processus de mise à jour égocentrée) d'un déficit dans l'utilisation des informations allothétiques (processus crucial dans le traitement allocentré). Cette procédure dissocie l'utilisation des informations idiothétiques et allothétiques dans l'apprentissage de trajet, à la fois lors de l'encodage et lors de la récupération (cf. Figure 28). Lors de l'encodage, les participants apprennent des trajets dans deux conditions différentes. Dans une première condition, ils réalisent eux-mêmes le trajet et peuvent alors l'apprendre sur la base des informations idiothétiques issues de leurs déplacements. Dans la seconde condition, les participants observent l'expérimentateur réaliser le trajet : ils peuvent alors l'apprendre uniquement sur la base des informations allothétiques. La récupération intervient immédiatement après l'apprentissage. Les participants restituent le trajet appris dans trois conditions différentes. Dans deux conditions, ils effectuent eux-mêmes le trajet avec les yeux ouverts, soit dans le même sens soit dans le sens inverse. Dans ces conditions, ils peuvent utiliser à la fois des informations idiothétiques et allothétiques. Dans une troisième condition, les participants effectuent le trajet les yeux bandés, avec un casque sur les oreilles. Dans cette dernière condition, ils ne peuvent donc se baser que sur les informations idiothétiques pour répondre.

Cette procédure expérimentale a été effectuée auprès d'un patient présentant une amnésie antérograde acquise (Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012) et de 10 participants contrôles appariés sur l'âge, le sexe et la catégorie socioculturelle. Les résultats indiquent que le patient est déficitaire dès qu'il doit se baser sur des informations idiothétiques alors que ses performances sont préservées quand il peut se baser sur des informations allothétiques (cf. Figure 28). Ainsi, le

patient est déficitaire en rappel de trajet quand l'apprentissage s'effectue via son propre déplacement et ce, quelle que soit la condition de récupération. De même, il est déficitaire dès que la récupération se base uniquement sur des informations idiothétiques (i.e., réalisation du trajet les yeux bandés) et ce, quelle que soit la condition d'encodage. En revanche, le patient a des performances similaires à celles des participants contrôles quand il peut se baser sur des informations allothétiques, c'est-à-dire lorsque l'apprentissage du trajet s'effectue en observant l'expérimentateur et lorsque la restitution s'effectue les yeux ouverts.

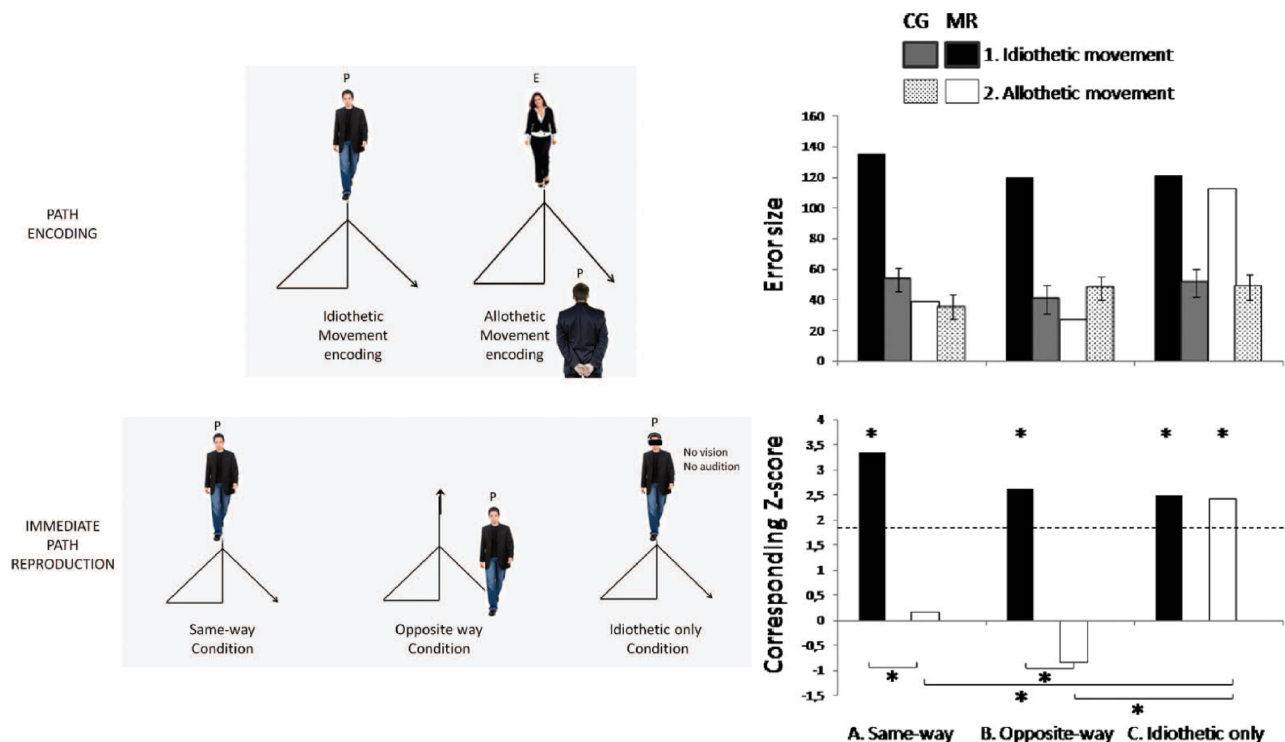


Figure 28 : extrait de Gomez, Rousset, Charnallet (2012). **À gauche** : procédure expérimentale utilisée dans l'expérience de Gomez et al (2012). Les participants apprennent le trajet dans deux conditions différentes (en haut) et restituent le trajet dans trois conditions différentes (en bas). **À droite** : résultats obtenus dans l'expérience de Gomez et al (2012). Erreurs d'angle lors de la restitution du trajet et z-scores correspondants. Le patient est déficitaire dès lors que des informations idiothétiques doivent être utilisées, que ce soit à l'apprentissage ou en récupération.

Afin de vérifier cette préservation du traitement des informations allothétiques, les auteurs ont ajouté une condition de récupération dans laquelle les participants restituent le trajet en le dessinant sur une carte, la restitution étant alors basée uniquement sur la capacité à traiter des informations allothétiques. Dans cette condition, le patient est déficitaire si l'apprentissage a été effectué via un déplacement les yeux bandés (i.e., apprentissage basé uniquement sur des informations idiothétiques) alors que ses performances sont préservées quand il a observé l'expérimentateur se déplacer (i.e., apprentissage basé uniquement sur des informations

allothétiques). Ces résultats ont été répliqués dans une étude ultérieure effectuée auprès d'une patiente présentant une amnésie développementale (Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud, 2014). Dans cette dernière étude, les auteurs ont également fait réaliser à la patiente une tâche de rotation sur soi les yeux bandés, suivie du pointage d'un objet de l'environnement (condition mise à jour de l'expérience de Farrell et Robertson (Farrell & Robertson, 1998). La patiente était également déficitaire dans cette tâche.

Pour résumer, l'utilisation de cette procédure a permis de mettre clairement en évidence un déficit du traitement des informations idiothétiques et une préservation du traitement des informations allothétiques chez des patients amnésiques. Ces résultats suggèrent que l'hippocampe serait davantage impliqué dans la mise à jour égocentrée que dans le traitement allocentré de l'espace en tant que tel, comme cela était supposé au vu des résultats dans les expériences de changement de point de vue (e.g, King, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2002; King, Trinkler, Hartley, Vargha-Khadem, & Burgess, 2004).

B.3. Dissocier les déficits en mise à jour égocentrée de déficits en intégration de trajet

L'hypothèse d'un déficit dans le traitement des informations idiothétiques chez des patients amnésiques est concordante avec d'autres études ayant évalué le processus d'intégration de trajet chez ces patients et ayant montré que celui-ci est déficitaire (Philbeck, Behrmann, Levy, Potolicchio, & Caputy, 2004; Worsley et al., 2001). Cependant, ces résultats ont été contredits par deux études plus récentes n'ayant pas observé de déficits chez ces même patients (Kim, Sapiurka, Clark, & Squire, 2013; Shrager, Kirwan, & Squire, 2008). Les méthodologies utilisées dans ces quatre expériences diffèrent quelque peu, ce qui pourrait expliquer cette incohérence dans les résultats.

Dans les deux études ayant trouvé une préservation du processus d'intégration de trajet (Kim, Sapiurka, Clark, & Squire, 2013; Shrager, Kirwan, & Squire, 2008), les patients devaient effectuer un trajet les yeux bandés, puis retourner directement à leur point de départ. Ces études évaluent donc la capacité à intégrer les informations de déplacement pour actualiser sa position par rapport à son point de départ (i.e., processus d'intégration de trajet au sens strict). Il semble que dans ce cas les patients amnésiques aient des performances similaires à celles des participants contrôles. Dans les études ayant trouvé des déficits pour intégrer les informations idiothétiques, les participants étaient déficitaires lorsqu'ils devaient marcher les yeux bandés jusqu'à une cible (Philbeck, Behrmann, Levy, Potolicchio, & Caputy, 2004) ou lorsqu'ils devaient refaire tel quel un trajet venant d'être effectué (Worsley et al., 2001). De même dans les

expériences de Gomez et collaborateurs (Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud, 2014; Gomez, Rousset, & Charnallet, 2012), les patients étaient déficitaires pour refaire un trajet qu'ils avaient effectué auparavant. Dans ces dernières expériences, les participants ne devaient pas uniquement maintenir en mémoire leur point de départ pour réaliser la tâche (ce qui est le moyen classique d'évaluer l'intégration de trajet) mais ils devaient être capables de rejouer leur trajet. De même, dans la tâche d'atteinte d'une cible, c'est véritablement un processus de mise à jour qui était évalué puisque les patients devaient prendre en compte leurs relations à l'environnement pour effectuer la tâche. Il en est de même dans la tâche de rotation de l'expérience de Gomez et collaborateurs (2014) où la patiente présentait un déficit pour pointer correctement des objets suite à un déplacement les yeux bandés.

Ainsi, il serait possible que la dissociation observée dans ces études s'explique par un déficit quand les patients doivent intégrer les informations idiothétiques pour mettre à jour leur position par rapport aux éléments de l'environnement (i.e., processus de mise à jour égocentrée) et par une préservation lorsqu'ils doivent uniquement maintenir en mémoire leur position de départ durant un déplacement (i.e., processus d'intégration de trajet évalué par une tâche de retour au point de départ).

Pour résumer, l'analyse des configurations de résultats des études chez les patients amnésiques et la prise en compte des processus sous-jacents aux paradigmes expérimentaux utilisés indiquent que (1) l'hippocampe pourrait être impliqué préférentiellement dans l'intégration d'informations idiothétiques afin de mettre à jour sa position dans l'environnement plutôt que dans le traitement des informations spatiales allothétiques ; (2) il serait d'avantage impliqué dans la mise à jour égocentrée que dans l'intégration de trajet. Il semble ainsi que c'est bien l'intégration de la position de soi en relation avec l'espace environnant qui implique l'hippocampe et non la seule prise en compte du déplacement indépendamment de l'espace environnant, en accord avec le modèle de Gomez et collaborateurs.

S'intéresser au fonctionnement de la mise à jour égocentrée dans la maladie d'Alzheimer pourrait appuyer cette conclusion et apporter des preuves supplémentaires au modèle de Gomez et collaborateurs. Cette maladie neurodégénérative, touchant précocement l'hippocampe et la mémoire épisodique, est également associée à un trouble massif du traitement de l'espace. Cette maladie étant évolutive, l'hypothèse du lien entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique pourrait être testée grâce à l'observation d'une co-évolution des déficits sur ces deux processus. De même, si la mise à jour égocentrée est sous-tendue par l'hippocampe, alors elle

devrait être touchée précocement dans la maladie d'Alzheimer, à un stade où les autres fonctions ne sont pas encore atteintes.

C. La maladie d'Alzheimer : une atteinte précoce de l'hippocampe associée à des troubles spatiaux multiples

La maladie d'Alzheimer est une affection neurodégénérative dont les modifications cérébrales affectent premièrement le lobe temporal médian, et plus particulièrement l'hippocampe, puis s'étendent progressivement à d'autres aires cérébrales (Braak & Braak, 1995; Delacourte et al., 1999; Jack et al., 2004; Whitwell et al., 2007). De même, le niveau d'atrophie de l'hippocampe augmente avec l'avancée dans la maladie (Barnes et al., 2009; Fox et al., 1996; Jack et al., 2000). D'un point de vue clinique, la maladie d'Alzheimer s'exprime par des déficits cognitifs d'apparition insidieuse et d'évolution progressive. Les déficits cognitifs sont multiples et, dans la forme typique (la forme amnésique), on retrouve un déficit marqué de la mémoire épisodique, associé à un déficit dans au moins un autre domaine cognitif (langage, fonction visuo-spatiale, fonction exécutive) (Dubois et al., 2007; McKhann et al., 2011). Le déficit en mémoire épisodique est caractérisé par des oublis des faits récents et des difficultés pour apprendre des informations nouvelles. Ce déficit de la mémoire épisodique est primordial dans cette pathologie puisque le diagnostic clinique repose actuellement principalement sur cette atteinte cognitive d'apparition précoce. Cette atteinte mnésique serait liée à l'atrophie de l'hippocampe comme l'ont montré des études indiquant une corrélation entre le niveau de matière grise dans le lobe temporal médian et les performances mnésiques des patients (Laakso et al., 1995; Petersen et al., 2000).

Parallèlement à l'atteinte mnésique, une désorientation topographique est fréquemment rapportée par les patients atteints d'une maladie d'Alzheimer, cette désorientation étant présente précocement dans la maladie (Pai & Jacobs, 2004). La désorientation topographique est définie comme la tendance à se perdre dans des lieux familiers (Aguirre & D'Esposito, 1999). La présence de cette désorientation met en lumière l'existence de troubles spatiaux présents précocement dans la maladie. Bien que l'évaluation des troubles spatiaux ne soit pas incluse dans le bilan effectué pour diagnostiquer une maladie d'Alzheimer, plusieurs études ont mis en évidence des déficits dans le traitement de l'espace présents dès les premiers stades de la maladie (pour revue, voir Iachini, Iavarone, Senese, Ruotolo, & Ruggiero, 2009; Lithfous, Dufour, & Després, 2013; Serino & Riva, 2013; Vlcek, 2011). Des déficits spatiaux ont d'ailleurs été relevés également chez des patients présentant un trouble cognitif léger (« mild cognitive

impairment », MCI). Si le concept de MCI est encore controversé, celui-ci est souvent considéré comme un stade précurseur à la maladie d'Alzheimer (Dubois et al., 2007). La mise en évidence de déficits spatiaux chez ces patients indique donc que ces troubles apparaissent à un stade extrêmement précoce de la maladie, la précocité de ces atteintes spatiales soulignant ainsi tout l'intérêt qu'il pourrait y avoir à caractériser plus précisément ces troubles.

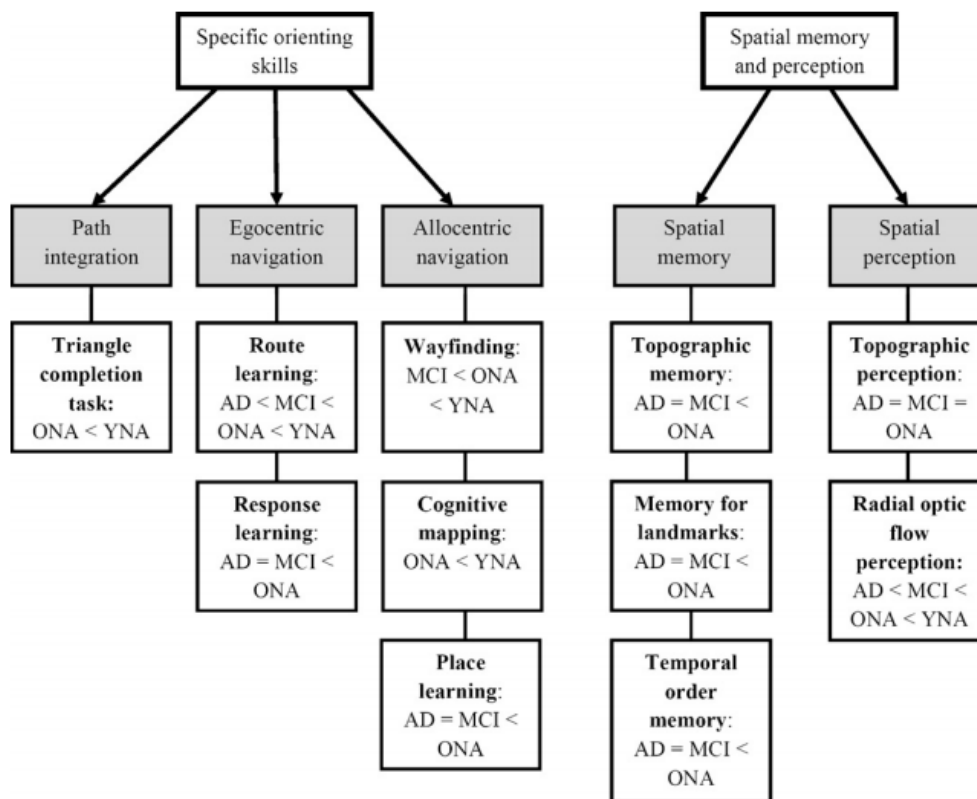


Figure 29 : extrait de Lithfous et al. (2013). Performances dans différentes tâches spatiales chez les jeunes adultes (YNA) , chez les personnes âgées (ONA), chez les patients MCI (MCI) et chez les patients atteints d'une maladie d'Alzheimer (AD).

Concernant la caractérisation expérimentale de ces troubles spatiaux, les patients atteints d'une maladie d'Alzheimer sont déficitaires dans différentes tâches lors d'épreuves de navigation (e.g., apprentissage de trajet, reconnaissance de lieux, apprentissage séquentiel des lieux traversés, etc., cf. Figure 29), que ce soit en environnement virtuel ou réel (Bellassen, Iglöi, De Souza, Dubois, & Rondi-Reig, 2012; Cherrier, Mendez, & Perryman, 2001; Cushman, Stein, & Duffy, 2008; Delpoyi, Rankin, Mucke, Miller, & Gorno-Tempini, 2007; Hort et al., 2007; Monacelli, Cushman, Kavcic, & Duffy, 2003; Pengas et al., 2010; Weniger, Ruhleder, Lange, Wolf, & Irle, 2011). Ces déficits touchent aussi bien la navigation égocentrée que la navigation allocentrée (Hort et al., 2007; Laczo et al., 2009; Weniger, Ruhleder, Lange, Wolf, & Irle, 2011).

Ils concernent également la mémoire spatiale, la capacité à restituer les positions d'objets sur une carte ou le rappel séquentiel de positions (Kalova, Vlcek, Jarolimova, & Bures, 2005). De même, ces patients sont déficitaires dans les tâches de mémoire topographique à court terme (Bird et al., 2010) et dans la perception spatiale, notamment dans la perception du flux optique (Kavcic & Duffy, 2003; Mandal, Joshi, & Saharan, 2012; Tetewsky & Duffy, 1999). Ces déficits spatiaux sont également observés chez les patients MCI présentant un risque élevé de conversion en maladie d'Alzheimer (Delpoyi, Rankin, Mucke, Miller, & Gorno-Tempini, 2007; Hort et al., 2007; Laczó et al., 2009; Weniger, Ruhleder, Lange, Wolf, & Irle, 2011). De plus, les performances dans les tests de navigation corrélaient avec le volume de l'hippocampe, ce qui en fait de bons indicateurs de l'atteinte hippocampique et de l'avancée dans la maladie (Nedelska et al., 2012, pour des corrélations avec un réseau plus étendu, voir Pengas et al., 2012).

Face à l'étendue des déficits dans les tâches spatiales, il est généralement proposé que ceux-ci soient dus à l'atteinte de l'hippocampe puis, avec l'avancée dans la maladie, du réseau cérébral de la navigation dans son ensemble. Ainsi, l'utilisation de tâches de navigation serait un indicateur pertinent pour le diagnostic de maladie d'Alzheimer (Lithfous, Dufour, & Després, 2013). Un moyen d'affiner ce diagnostic serait de cibler le processus spatial pouvant sous-tendre ces déficits spatiaux multiples. Si l'hippocampe est impliqué dans la mise à jour égocentrée, comme le suggèrent Gomez et collaborateurs et comme les études sur les patients amnésiques semblent l'indiquer, alors cette fonction devrait être également atteinte précocement dans la maladie d'Alzheimer. À notre connaissance, aucune étude n'a testé spécifiquement le processus de mise à jour auprès de patients présentant une maladie d'Alzheimer. Par conséquent, il semble important de le faire afin d'évaluer si ce processus est préservé ou non.

Le test de la mise à jour égocentrée dans la maladie d'Alzheimer pourrait avoir un double intérêt. (1) S'il s'avère que la mise à jour égocentrée est déficitaire dans la maladie d'Alzheimer et ce dès les premiers stades de la maladie, alors son évaluation pourrait être un indicateur précieux pour son diagnostic. (2) La présence d'un déficit précoce de la mise à jour égocentrée parallèle au déficit de mémoire épisodique pourrait permettre d'observer leurs évolutions respectives avec l'avancée dans la maladie. Ainsi, l'observation d'une co-évolution entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique serait à même d'apporter des arguments en faveur d'un lien fonctionnel entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique.

L'étude des bases cérébrales de l'actualisation de sa position dans l'espace chez l'animal a permis de mettre en évidence deux structures cérébrales cruciales : **l'hippocampe et le cortex pariétal**. Les études chez l'homme ont cependant donné des résultats contradictoires sur l'implication de ces structures cérébrales dans cette fonction. L'analyse des procédures utilisées pour évaluer le traitement de l'espace chez des patients hippocampolésés indique que ces patients seraient déficitaires pour intégrer les informations idiothétiques en lien avec les informations environnementales et préserver pour traiter des informations allothétiques ou idiothétiques seules. **Ainsi, l'hippocampe serait spécifiquement impliqué dans le processus de mise à jour égocentrée** comme le suggère Gomez et collaborateurs.

La maladie d'Alzheimer est une maladie évolutive avec une atteinte précoce de l'hippocampe accompagnée de déficits précoces de la mémoire épisodique et du traitement de l'espace. L'hypothèse d'un déficit de mise à jour égocentrée pourrait permettre de proposer un processus sous-tendant ces déficits spatiaux et mnésiques précoces. De plus, **l'existence d'une co-évolution avec l'avancée dans la maladie des déficits épisodique et en mise à jour égocentrée** serait à même d'apporter un argument sur le lien causal existant entre ces deux fonctions cognitives.

D. Evaluation expérimentale du processus de mise à jour égocentrée automatique dans la maladie d'Alzheimer

D.1. Etude 10 : Dissociation entre une atteinte et une préservation du processus de mise à jour égocentrée dans la maladie d'Alzheimer (article)

Cette étude est présentée dans l'article : « Dissociation between impaired and intact spatial updating ability in Alzheimer's disease ».

Résumé de l'étude 10

Objectifs

La littérature sur les patients amnésiques hippocampolésés a montré que l'hippocampe semblait être impliqué dans le processus de mise à jour égocentrée. La maladie d'Alzheimer débute par des lésions hippocampiques accompagnées de troubles de mémoire épisodique et de déficits spatiaux multiples et difficiles à caractériser. L'objectif de cette étude est d'évaluer la présence d'un déficit de la mise à jour égocentrée chez des patients atteints d'une maladie d'Alzheimer afin de conforter l'hypothèse d'un lien entre la structure de l'hippocampe et la mise à jour égocentrée. De plus, la maladie d'Alzheimer étant une maladie évolutive, nous nous attendons à voir une coévolution des déficits de mémoire épisodique et des déficits de mise à jour égocentrée avec l'avancée dans la maladie.

Synthèse de la méthode

34 patients atteints d'une maladie d'Alzheimer et 28 contrôles appariés en sexe et en âge ont réalisé la tâche de Farrell et Robertson (1998) utilisée dans l'étude 9. Cette tâche se passait au service de neurologie de l'hôpital universitaire de la Tronche. Les participants apprenaient les positions de quatre objets disposés autour d'eux dans la pièce. Ensuite, ils effectuaient une rotation sur eux-mêmes les yeux fermés puis devaient pointer la position de deux objets désignés par l'expérimentateur. Trois conditions expérimentales étaient utilisées : dans la condition « mise à jour », les participants devaient pointer depuis l'orientation d'arrivée, dans la condition « ignorer », les participants devaient pointer comme s'ils étaient toujours à leur orientation de départ, enfin dans la condition « contrôle », les participants effectuaient un aller-retour lors de la rotation, le pointage s'effectuant donc depuis la position de départ. Nous nous attendons à un déficit dans la condition mise à jour chez les patients par rapport aux

participants contrôles avec une préservation voir de meilleures performances dans la condition ignorer comme il n'y ne devrait pas avoir d'effet d'interférence de la mise à jour égocentrée sur les maintien des informations égocentrées. Afin d'avoir une indication sur l'état cognitif général des participants, ceux-ci réalisaient le Mini Mental State Examination (MMSE) (Folstein, Folstein, & McHugh, 1975) préalablement à la tâche de rotation.

Synthèse des résultats

Les performances des patients à la tâche de mise à jour égocentrée ont permis de différencier deux sous-groupes de patients, 10 patients sont déficitaires en mise à jour alors que 24 patients ont des performances similaires aux participants contrôles. Ces deux groupes ont en revanche des performances similaires aux participants contrôles dans la condition contrôle. L'ensemble des patients est déficitaire dans la condition ignorer par rapport aux participants contrôles. D'une manière cruciale, les patients présentant un déficit en mise à jour ont de meilleures performances dans la condition ignorer que les patients non-déficitaires. On constate donc un déficit semblant bien spécifique à la mise à jour chez certains patients puisque ceux-ci sont également moins atteints dans la condition ignorer, suggérant que la mise à jour fonctionne moins bien et donc interfère moins avec le maintien d'un point de vue égocentré nécessaire dans cette condition.

Des analyses complémentaires ont été effectuées pour évaluer la cohérence entre les erreurs d'angle des deux pointages d'un même essai. Chez les participants contrôles, les erreurs d'angle, dans toutes les conditions spatiales, sont corrélées positivement entre les pointages. De même chez les patients non déficitaires, les erreurs d'angle corrèlent dans les conditions ignorer et mise à jour. À l'inverse, chez les patients déficitaires en mise à jour, les erreurs d'angle ne corrèlent pas dans la condition mise à jour alors qu'elles corrèlent dans les conditions ignorer et contrôle. D'autres analyses ont été effectuées pour distinguer ces deux groupes de patients sur les scores au MMSE et sur leur âge. Les deux groupes de patients sont similaires sur ces deux indicateurs. Cependant, le score au MMSE corrèle différemment avec les erreurs de pointage selon que les patients soient déficitaires ou non en mise à jour. Les erreurs à la tâche de mise à jour ne corrèlent pas avec le score au MMSE chez les patients déficitaires alors que, chez les patients non-déficitaires, les erreurs à cette tâche augmentent avec l'augmentation des scores MMSE et donc l'aggravation de la maladie. Ce résultat fait état de deux voies d'évolution distinctes de la mise à jour égocentrée avec, chez les patients non-déficitaire, une dégradation progressive de ce processus alors que, chez les patients déficitaires, ce processus semble atteint dès les premiers stades de la maladie.

Dissociation between impaired and intact spatial updating ability in Alzheimer's disease

Mélanie Cerles¹², Stéphane Rousset¹², Anaïs Brugnon¹, Sophie Morel¹, Olivier Moreaud²³,
Annik Charnallet²³

¹Univ. Grenoble Alpes, LPNC, F-38000 Grenoble, France

²CNRS, LPNC, F-38000 Grenoble, France

³Pôle de Psychiatrie et Neurologie, CMRR et Neuropsychologie, CHU de Grenoble,
Grenoble, France

Abstract

Early stages of Alzheimer's disease (AD) are associated with spatial navigation deficits and hippocampal atrophy. Given that the hippocampus is involved in the updating of position in space with self-motion, we proposed that a deficit to integrate self-motion information could underlie AD spatial navigation deficit. 34 probable mild-to-moderate AD patients and 28 age-matched controls performed a body-rotation task. Participants learned the position of four target elements in a room, followed by a blindfolded rotation and then by a pointing task. There were three experimental conditions: in the updating condition, following the rotation, participants had to point to target location from their arrival orientation; in the ignoring condition, participants had to point as if they were still in their starting orientation; in the control condition, they went forward and backward to their initial orientation and pointed from it. Results showed that AD patients were impaired in the ignoring and in the updating condition compared to control participants. Interestingly, we found dissociation in the AD group in the updating condition. Ten patients were specifically impaired whereas 24 patients had performances similar to controls. This dissociation was explained neither by the global cognitive deficit in AD, nor by patients' age. These results indicated specific differences in AD patients' abilities to integrate self-motion cues during a real-world displacement.

Key words: Alzheimer disease, Spatial updating, Self-motion, Rotation, Hippocampus

Introduction

Although episodic memory impairment is often considered as the main clinical marker of Alzheimer's disease (AD), a growing body of evidence suggests that spatial memory and navigation are also early and frequently impaired in AD. Recently, many theoretical reviews have highlighted a spatial navigation deficit in AD (Iachini, Iavarone, Senese, Ruotolo, & Ruggiero 2009, Lithfous, Dufour, & Després 2013, Serino & Riva 2013, Vlcek 2011) and it has been suggested that its assessment could be useful in discriminating AD from other dementia (Pengas et al. 2010, Yew, Alladi, Shailaja, Hodges, & Hornberger 2013).

Many spatial navigation deficits in AD have been identified (e.g., Hort et al. 2007, Weniger, Ruhleder, Lange, Wolf, & Irle 2011) but the cognitive spatial mechanism underlying these impairments remains unclear. Spatial navigation is a complex cognitive function underpinned by many distinct cognitive processes and neural systems (Burgess 2008), in particular by the hippocampus (Bird & Burgess 2008) early injured in AD (Braak & Braak 1995). It has thus been suggested that spatial navigation deficits could result from the early impairment of hippocampal functioning in AD (Nedelska et al. 2012).

The hippocampus is involved in allocentric (landmark-based) spatial navigation (O'Keefe & Nadel 1978) and in path integration (McNaughton, Battaglia, Jensen, Moser, & Moser 2006a, Whishaw, McKenna, & Maaswinkel 1997, Wolbers, Wiener, Mallot, & Büchel 2007). Path integration refers to the use of self-motion cues (provided by kinesthetic and vestibular systems) and of optic flow in order to continuously tracks changes of body's position and orientation (Mittelstaedt & Mittelstaedt 1980). Studies evaluating path-integration without vision highlighted the importance of proprioceptive and vestibular information (Allen, Kirasic, Rashotte, & Haun 2004). Moreover, path integration is the primary source of information used to

automatically update one's own position in space when moving (Farrell & Robertson 1998, Wang & Simons 1999). Case studies of amnesic patients with hippocampal damage revealed an impairment of self-motion integration during blindfolded locomotion (Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud 2014, Gomez, Rousset, & Charnallet 2012, Philbeck, Behrmann, Levy, Potolicchio, & Caputy 2004, Worsley et al. 2001 but see also Kim, Sapiurka, Clark, & Squire 2013, Shrager, Kirwan, & Squire 2008 for divergent data). As both amnesic and AD patients had hippocampal damage, we suggested that a deficit to update its own position in space could also be observed since early-stage of AD and be on the root of spatial navigation deficits found in AD.

To our knowledge, although the ability to automatically update its own position in space without vision (the term spatial updating is used in this article to refer to this ability) has already been assessed in amnesic patients, it has never been tested in patients with AD. The widespread use of virtual reality to assess navigational skills of AD patients could explain this lack in AD literature. The aim of this study was to assess AD patients' spatial updating during a blindfolded body rotation task. An adaptation of the task used in Farrell & Robertson's (1998) study was used as it allows the evaluation of spatial updating efficiency and automaticity.

Method*Participants*

Thirty-four patient with probable mild-to-moderate AD and 28 matched healthy-older participants voluntary (see Table I) participated in this study. All participants gave informed consent to the procedure. Patients with Alzheimer's disease were recruited at the university hospital of Grenoble, France. They were selected using the National Institute of Neurological and Communicative Disorders and Stroke/Alzheimer's Disease and Related Disorders Association (NINCDS-ADRDA)

Table I: Demographics

	AD	Controls	t (df)	p
Gender, M:F	18:16	11:17	-1.06 (60)	0.29
Age, years	76.6 (6.12)	74.5 (4.81)	-1.48 (60)	0.14
Laterality, R:L	31:3	25:3	-0.25 (60)	0.80
MMSE	23.0. (2.64)	28.4 (1.52)	9.55 (60)	0.005**

KEY: M = Male, F = Female, R = Right-hander, L = Left-hander, MMSE = Mini-mental state examination, t = t student statistic, df = degrees of freedom, All values are presented as mean (standard deviation).

criteria (McKhann et al. 1984). Both controls and patients performed the Mini Mental State Examination (MMSE, Folstein, Folstein, & McHugh, 1975) in order to check for their global cognitive state.

Material and procedure

The body-rotation task was adapted from Farrell & Robertson (1998 see also Farrell & Robertson, 2000 for an adaptation of this procedure with patients with parietal damages). This task was carried out in a 3 x 3.4 m room. Four salient elements (a computer, a window, the door and a wardrobe) of the room were selected as targets and marked with a blue sticker. Participants stood in the center of the room on a 2 x 2 m protractor used to define starting and arrival orientations, and to measure pointing angles (see Figure 1 for both target's and participant's locations). The 360 protractor angles were drawn on the floor. The 0° was arbitrary placed. Eight angles were defined as starting and arrival orientations (0°, 45°, 90°, 157.5°, 180°, 225°, 270°, 327.5°). Correct pointing angle for each target was defined according to the coordinate system of the protractor.

Participants performed the body-rotation task under three experimental conditions.

The updating condition: participants rotated without vision to face a new direction and had to point to the actual position of the named targets. This condition assessed participants' abilities to efficiently update their own orientation without vision.

The ignoring condition: participants rotated without vision but they were told beforehand

to ignore this rotation. Then, they were instructed to point to the named target positions as if they were still in their starting orientation. As spatial updating with self-motion is an automatic process, healthy participants' pointing errors usually increase as they fail to ignore the rotation (Farrell & Robertson, 1998). If the automaticity of spatial updating is impaired in AD patients, this should produce a positive effect in this condition by lowering the rotation interference.

The control condition: participants rotated in one direction and then in the opposite direction in order to end up in their starting orientation. Then, they were instructed to point the actual location of the named targets.

The experimental procedure began with 3 practice trials in each condition before experimental trials. Each trial began with participants memorizing the location in the room of the four targets from their starting orientation. Then, participants were blindfolded. Before starting each rotation, participants were informed of the nature of the experimental condition. Then, the experimenter touched participants on one shoulder and they started turning on themselves, at their own normal speed of locomotion, on the side they had been touched. When the arrival orientation was reached, the experimenter told them to stop. When participants stopped, the experimenter named one target and they had to point in its direction in a single movement, as accurately and quickly as possible. Time response was recorded. A plumb line was then dropped from the end of the pointing finger to the protractor

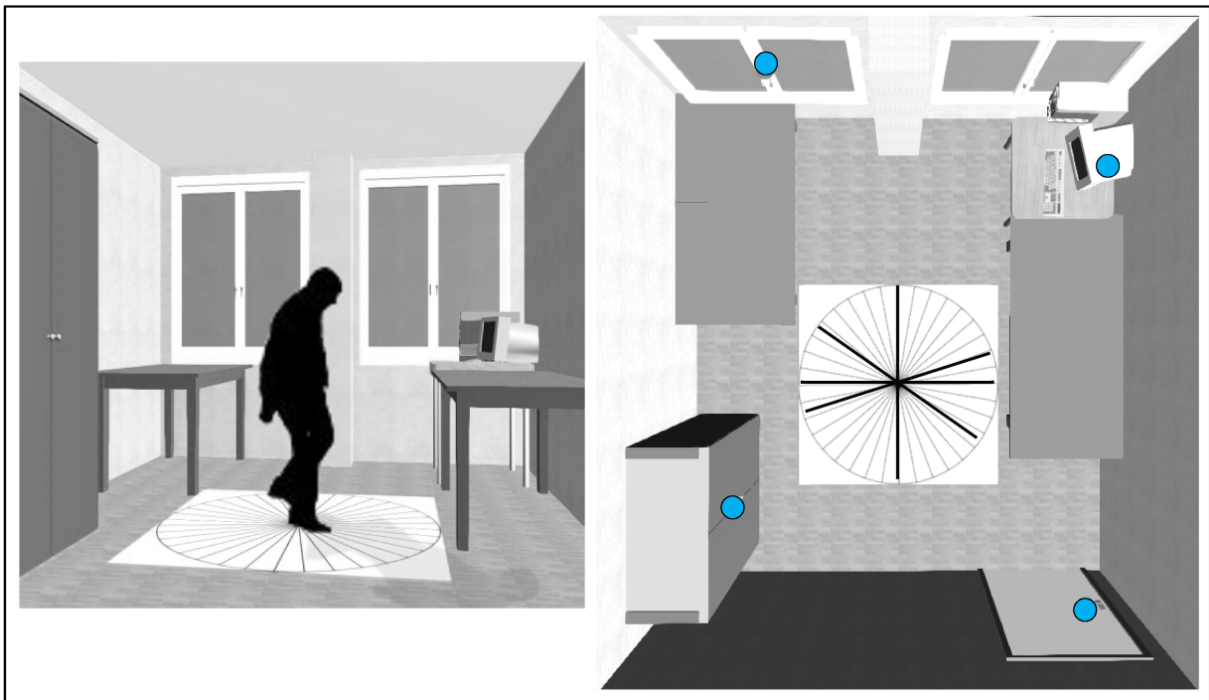


Figure 1: Material of the experiment. On the left side: Participant's position on the protractor in the room. On the right side: Overview of the experimental room with target elements marked by blue circles and the protractor in the middle of the room. Bold lines in the protractor indicate starting and arrival orientations.

on the floor to measure the pointing angle. Finally, participants had to point to a second target direction in order to evaluate whether the two pointing were consistent or not. The participant was then placed in the next starting orientation, the blindfold was removed and the next trial began.

The order of presentation of the three conditions was randomized. There were 8 trials in each condition. Each trial was defined by a magnitude of rotation (range 112.5° - 247.5°), starting and arrival orientations, and two named targets. In order to control the effects of these factors, the same trials were used in the three experimental conditions. The body-rotation task lasted around 45 min.

Data analysis

Results in the body-rotation task were first analyzed. Both average errors and reaction times were analyzed using a mixed-design ANOVA with the Group (AD patients and controls) as between-subject factor and spatial conditions (updating, ignoring and control) as within-subject factor. All significant effects

were followed up with post-hoc analyses using the Tukey honestly significant difference (THSD). A correlation using the signed error was undertaken in order to assess the consistency between the two pointing. In order to explore the possible link between global cognitive performance, age, and body-rotation task's performance, correlation were undertaken on the body-rotation task's performance (reaction times and errors), MMSE score, and age.

Results

Body-rotation task performances

Analysis on average errors showed a significant group effect, $F(1,60) = 67.09$; $p < .001$; $MSE = 348.2$; $\eta_p^2 = 0.53$. Patients made more errors than controls (Patients: $M = 52.96^{\circ}$, $SD = 35.40^{\circ}$; Controls: $M = 30.44^{\circ}$, $SD = 21.36^{\circ}$). The main effect of spatial condition was significant, $F(2,120) = 186.85$; $p < .001$; $MSE = 265.7$; $\eta_p^2 = 0.76$. There was less errors in the control than in the updating ($P < 0.001$) and the ignoring condition ($P < 0.001$), and there was less errors in the

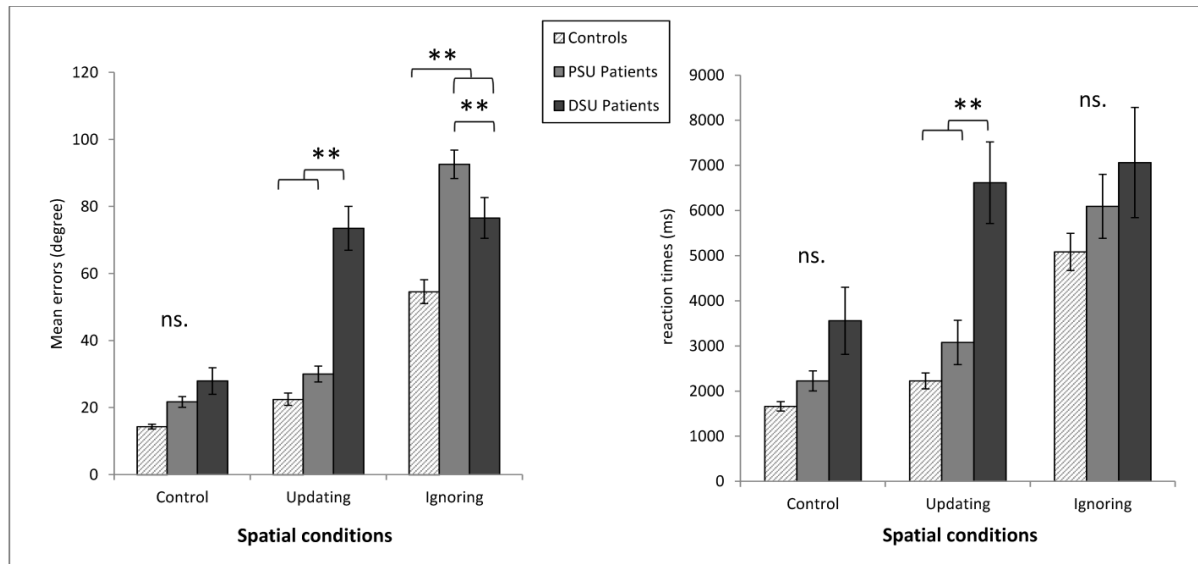


Figure 2: On the left side: Mean errors in degrees and standard errors as a function of spatial conditions (control, updating and ignoring conditions) and groups (Controls, Preserved Spatial Updating (PSU) patients and Deficit Spatial Updating (DSU) patients). On the right side: Mean reactions in milliseconds and standard errors as a function of spatial conditions (control, updating and ignoring conditions) and groups (Controls, Preserved Spatial Updating (PSU) patients and Deficit Spatial Updating (DSU) patients).

updating than in the ignoring condition ($P < 0.001$) (Control: $M = 19.36^\circ$, $SD = 8.84^\circ$; Updating: $M = 33.61^\circ$, $SD = 21.88^\circ$; Ignoring: $M = 75.41^\circ$, $SD = 28.24^\circ$). Interestingly, the Group*Spatial condition interaction was also significant, $F(2,120) = 12.19$; $p < .001$; $MSE = 265.7$; $\eta_p^2 = 0.17$. Patients made more errors than controls in the updating ($P < 0.001$, Patients: $M = 42.80^\circ$, $SD = 24.80^\circ$; Controls: $M = 22.46^\circ$, $SD = 9.72^\circ$) and in the ignoring condition ($P < 0.001$, Patients: $M = 92.57^\circ$, $SD = 22.62^\circ$; Controls: $M = 54.56^\circ$, $SD = 18.83^\circ$) but not in the control condition ($P > 0.14$, Patients: $M = 23.52^\circ$, $SD = 9.66^\circ$; Controls: $M = 14.31^\circ$, $SD = 3.78^\circ$).

Analysis of reaction times indicated significant main effects of group, $F(1,60) = 8.00$; $p < .01$; $MSE = 9531770.64$; $\eta_p^2 = 0.12$, and spatial condition, $F(2,120) = 58.20$; $p < .001$; $MSE = 3306191.53$; $\eta_p^2 = 0.49$, without interaction effect, $F(2,120) = 1.29$; $p = .27$; $MSE = 3306191.53$; $\eta_p^2 = 0.02$. Patients responded slower than controls (Patients: $M = 4273.45$ ms, $SD = 3171.97$ ms; Controls: $M = 2989.85$ ms, $SD = 2046.55$ ms). The effect of spatial condition was the same than in errors analyses. Both groups were faster in the

control than in the updating ($P < 0.01$) and the ignoring condition ($P < 0.001$), and they were faster in the updating than in the ignoring condition ($P < 0.001$) (Control: $M = 2185.55$ ms, $SD = 1357.85$ ms; Updating: $M = 3263.57$ ms, $SD = 2473.07$; Ignoring: $M = 5637.10$ ms, $SD = 3051.16$ ms).

As we were interested in spatial updating patients' abilities, we further analyzed patients' errors in the updating condition. The patient group presented a high dispersion compared to controls (Patients: $SD = 24.80$; Controls: $SD = 9.72$), suggesting that some patients displayed a deficit in the updating condition whereas others did not. In order to distinguish patients with and without spatial updating deficit, we computed an updating ability score by subtracting the mean errors in the updating condition to the mean errors in the control condition. This score allows clarifying participants' ability to efficiently update their spatial position by controlling non spatial factors such as attention and working memory (as these are similar in the updating and the control condition). Controls' mean score was 8.14 ($SD = 9.01$). A z score was computed on patients' performance based on the mean and

the standard deviation found in controls, a score above 2 being considered as deficient. Two patients groups were formed, patients with a deficit in spatial updating (DSU patients, $n = 10$) and patients with a preserved spatial updating ability (PSU patients, $n = 24$).

We re-ruled analysis on mean errors and reaction times with three groups (control, DSU patients and PSU patients). Analysis on average errors showed significant group and spatial conditions effect, Group: $F(2,59) = 38.58$; $p < .001$; $MSE = 325.0$; $\eta^2_p = 0.57$; Spatial condition: $F(2,118) = 138.6$; $p < .001$; $MSE = 138.6$; $\eta^2_p = 0.83$. Moreover, the Group*Spatial condition interaction was also significant, $F(4,118) = 39.73$; $p < .001$; $MSE = 138.6$; $\eta^2_p = 0.57$ (see Figure 3). DSU patients made more errors than controls in the updating ($P < 0.001$) and in the ignoring condition ($P < 0.001$) but not in the control condition ($P > 0.14$). PSU patients made more errors than control participants in the ignoring condition ($P < 0.001$) but not in the updating ($P > 0.5$) and in the control ($P > 0.5$) condition. Unsurprisingly, DSU and PSU patients differed in the updating condition ($P < 0.001$) as expected from the group division procedure. More crucially, they also differed in the ignoring ($P < 0.001$) but not on the control condition ($P > 0.5$). DSU patients made more errors on the updating condition than PSU patients but fewer errors in the ignoring condition (see Figure 2).

Analysis of reaction times still found significant main effects of group, $F(2,59) = 10.32$; $p < .01$ $MSE = 8137895,61$; $\eta^2_p = 0.26$, and spatial condition, $F(2,118) = 48.28$; $p < .001$; $MSE = 3172092,47$; $\eta^2_p = 0.45$. The interaction effect just failed to reach significance, $F(4,118) = 2.44$; $MSE = 3172092,47$; $\eta^2_p = 0.07$; $p = .05$ (see Figure 3). PSU patients respond at the same speed than controls in all conditions (Control: $P > 0.5$; Updating: $P > 0.5$; Ignoring: $P > 0.5$). DSU patients responded slower than controls in the updating condition only (Control: $P > 0.3$; Updating: $P < 0.001$; Ignoring: $P > 0.5$) and slower than PSU patients in the updating

condition only (Control: $P > 0.5$; Updating: $P < 0.001$; Ignoring: $P > 0.5$).

In summary, we distinguish two groups of AD patients on the basis of their ability to efficiently update their orientation with self-motion. The two groups of patients did not differ from control participants on the spatial control condition. In the updating condition, only the DSU patients had worse performance both for reaction times and errors compared to both PSU patients and controls. In the ignoring condition, the two patients groups made more errors than controls but were as fast as controls to respond. However, the DSU patients made fewer errors than PSU patients in the ignoring condition. In others words, patients with a deficit in spatial updating were less impaired in the ignoring condition than patient without deficit in spatial updating.

Consistency between the two pointing

As participants pointed two times in each trial, a correlation analysis was carried out on signed errors in order to assess whether, during a trial, errors were consistent or not between the two pointings. Error consistency indicated that, even if participants did not orient themselves correctly in the environment and thus failed on average errors, they still had a coherent representation of spatial relationships between objects inside the room. Correlations were made for each spatial condition in the three groups (control, PSU and DSU patients). In the control group, we found significant correlations between the first and the second pointing in the control ($r = .21$, $p < .01$), the updating ($r = 0.58$, $p < .001$) and the ignoring ($r = 0.33$, $p < .001$) conditions. In the DSU patient group, we found significant correlations between pointings one and two in the control ($r = 0.29$, $p < .05$) and the ignoring ($r = 0.48$, $p < .001$) conditions but interestingly not in the updating condition ($r = 0.20$, $p = .07$). Finally, in the PSU patient group, we found significant correlations between pointings one and two in the updating ($r = 0.36$, $p < .001$) and the ignoring ($r = .25$, $p < .001$) conditions but not in the control condition ($r = -0.02$, $p = .71$).

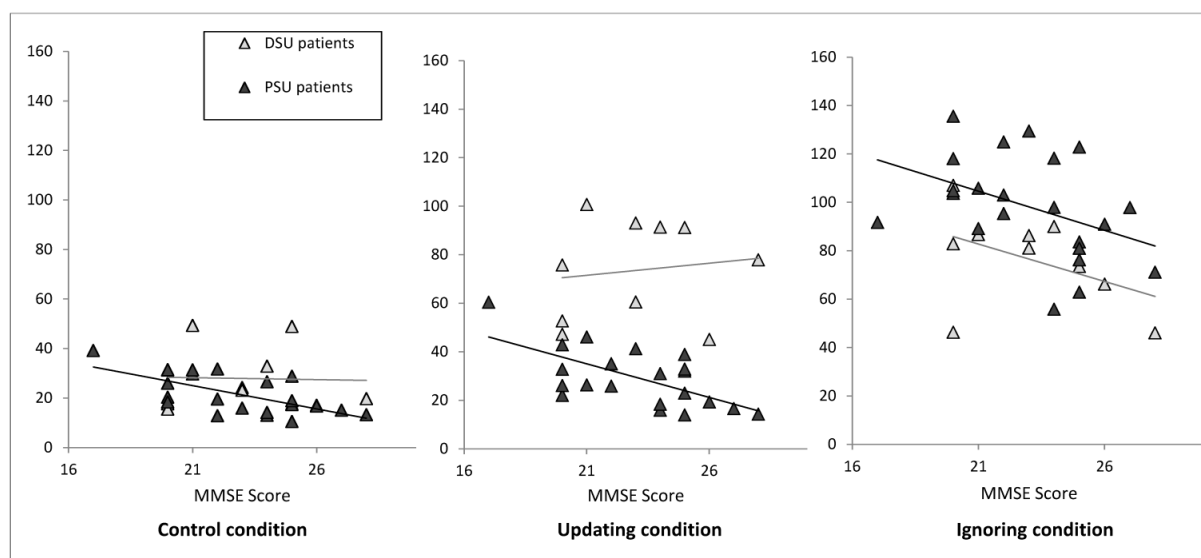


Figure 3: From the left to the right side: Mean errors in degrees to the spatial task as a function of the MMSE score for both Preserved Spatial Updating (PSU) and Deficit Spatial Updating (DSU) patients, in the control, the updating and the ignoring condition. The linear curve is indicated for each correlation, correlations are all significant for PSU patients whereas there are not significant for DSU patients.

These correlations indicated that AD patients with a spatial updating deficit had no consistency in their pointing when spatial updating was required to perform the task. When spatial updating was not required, they demonstrated consistency in their responses, as PSU patients and controls. Moreover, in PSU patients, even if they have a deficit compared to control in the ignoring condition, they kept consistency in their response, suggesting that their deficit did not come from an impoverished spatial representation of the room.

Relationship between the body-rotation task performances, age and the MMSE score

In order to assess differences between the two patient groups related to non-spatial processes, we first compute t tests on age and MMSE. The patients groups did not differ neither on the age, $t(32) = -0.15$, $p = 0.97$ (DSU patients: $M = 76.90$, $SD = 8.20$; PSU patients: $M = 76.54$, $SD = 5.24$), nor on the MMSE score, $t(32) = -0.04$, $p = 0.88$ (DSU patients: $m = 23.00$, $s = 2.79$; PSU patients: $M = 22.96$, $SD = 2.64$). Consequently, the two group difference on spatial updating

performance cannot be explained by the global cognitive state of patients.

We then assess correlations between errors in each spatial condition, for each participant group, to both age and MMSE score in order to evaluate whether spatial performances can be predicted by the global cognitive performances. In the control group, we did not found significant correlations between age and MMSE with spatial performances. In the PSU patients groups, we found significant correlations between errors in all spatial conditions with the MMSE score (Control: $r = -0.65$, $p = .001$; Updating: $r = -0.65$, $p < .001$; Ignoring: $r = -0.40$, $p < .05$, see Figure 4). Correlations with reaction times were not significant (Control: $r = -0.27$, $p = .198$; Updating: $r = -0.15$, $p = .480$; Ignoring: $r = -0.29$, $p = .168$). Age did not correlate with spatial performances. In the DSU Patients groups, we did not found any correlations between performances in the body-rotation task and the MMSE score or the age (see Figure 3).

Discussion

The aim of the present study was to assess the efficiency and automaticity of spatial updating with self-motion in AD. The suspicion of spatial updating deficit in AD arose from the known involvement of the hippocampus in spatial updating in association with the early lesion of hippocampus in AD.

This study used a blindfolded body rotation task adapted from the Farell and Robertson's (1998) procedure. The updating condition assessed the ability to efficiently update its own orientation while rotating, and the ignoring condition assessed the automatic nature of spatial updating as healthy participants usually fail to ignore the rotation in this condition. Results of control participants replicate this result: they performed better in the updating than in the ignoring condition, with less error in the updating condition, indicating that our protocol successfully induced spatial updating.

Concerning AD patients, the results indicated dissociation within AD patients' group: some patients were impaired in spatial updating while others were not. The deficit found in some patients seems to be specific to spatial updating as these patients were less impaired in the ignoring condition and had performance on the control condition similar to that of patients with preserved updating. Moreover, further analysis of MMSE score suggests that this dissociation reflects two evolution modes of spatial updating ability; some patients immediately displaying a spatial updating deficit in the earlier stage of the disease whereas others progressively lose this ability with disease progression.

Compared to control participants, AD patients were impaired in the ignoring condition. However, it is difficult to determine the specific cognitive process underlying this deficit given that accurate performance in the ignoring condition requires many non-spatial cognitive abilities. Indeed, according to Farell & Robertson (1998), this condition might require executive functions to inhibit the

rotation movement and the pointing response based on the real position, and working memory to keep learned self-to-object relationships in memory. If the present experiment did not allow specifying processes underlying the impairment in the ignoring condition, the presence of this disturbance helps characterizing the deficit found in some patients in the updating condition. Their impairment in the ignoring condition was lower than that of patients without deficit, which, in fact, suggests that their spatial updating processes were less efficient. Indeed, as the two groups of patients did not differ in their overall cognitive status, we suggest that this weak impairment in the ignoring condition arises the deficit in spatial updating: as this process is less automatic and efficient in these patients, it less interferes so they can thus more easily maintain information about their starting orientation in the ignoring condition. Moreover, the deficit found in the updating condition seems to arise from a specific disturbance of the spatial updating process, as AD patients with and without deficit did not differ neither on age, nor on the MMSE score, nor on control condition. Finally, this deficit also disturbs the ability to use a coherent representation of the room when spatial updating is performed as there was no correlation between the two pointings in the updating condition whereas the correlation was significant in the ignoring condition for deficient patients.

The different relationships between performance in the updating condition and MMSE score found in the two groups of patients suggests two modes of evolution of spatial updating ability with disease progression. While some patients display a strong spatial updating deficit since the beginning of the disease, spatial updating ability of others patients seems to progressively decrease. The progressive decrease found in patients without spatial-updating deficit seems to be a part of a more general cognitive decline, as a correlation was also found between MMSE score and pointing

errors in the control and the ignoring condition. On the contrary, the absence of link between the MMSE score and errors in the updating condition in spatial-updating-deficit patients, as well as the earliness of the spatial updating deficit (some patients had a MMSE score above 25) suggest a specific lesion leading to this deficit.

The purpose of the present study was first to assess the spatial updating process in AD because of the presumed involvement of the hippocampus in spatial updating revealed by studies on amnesic patients with hippocampal damage. As AD usually begins with hippocampal lesions (Braak & Braak 1995), we hypothesized that this disease also involved a spatial updating deficit. However, we found that only a subset of our patients displayed this deficit. This could suggest that the hippocampus is not necessarily involved in spatial updating or that only some specific subparts of the hippocampus are recruited to update position in space. This was highlighted in the literature by opposite results found in amnesia, some studies showing path integration deficit (Gomez, Rousset, & Charnaliet 2012, Philbeck, Behrmann, Levy, Potolicchio, & Caputy 2004, Worsley et al. 2001), whereas others did not (Kim et al. 2013, Shrager et al. 2008) Even if the involvement of the hippocampus in the updating of position in space has been demonstrated by fMRI studies on healthy participants (Gomez, Cerles, Rousset, Rémy, & Baciú 2014, Wolbers et al. 2007), the parietal cortex has also been shown involved in spatial updating (Farrell & Robertson 2000, Wolbers, Hegarty, Büchel, & Loomis 2008), with presumed complementary roles for both the hippocampus and the parietal lobe to automatically update position in space (Etienne & Jeffery 2004, McNaughton, Battaglia, Jensen, Moser, & Moser 2006b). Regarding our data, we cannot exclude that patients without spatial updating deficit rely on intact parietal lobe functioning, which temporarily balances the hippocampal deficit, to support spatial updating whereas patients

with a spatial updating deficit may have an additional parietal damage preventing the use of compensatory mechanisms. Further studies systematically assessing cerebral volume of AD patients in conjunction with their spatial updating abilities are needed to assess this hypothesis.

Finally, our study showed a dissociation within AD patients: a small part of patients displayed a spatial updating deficit whereas others did not. The disturbance seems specific to the spatial updating process as, as expected, deficient patients performed worse in the updating condition and better in the ignoring condition than patients without deficit. Even if this dissociation does not provide clear evidence for an involvement of the hippocampus in spatial updating, nor for a systematic deficit in AD, it opens interesting and exciting prospects of research in order to understand its origin. Indeed, clarifying the cognitive and neural determinants leading to a spatial updating deficit within the AD patient population could allow understanding the mechanism at work in the automatic updating of position in space. This is a crucial theoretical issue for a better understanding of spatial updating and hippocampal function and also a crucial clinical issue for a better understanding of topographical disorientation in AD (Pai & Jacobs 2004). Indeed, a spatial updating deficit is detrimental to everyday life, both to be located in the environment but also to act on objects after moving. Consequently, the remediation of spatial disorientation and everyday-life autonomy in AD should be adapted as a function of whether AD patients have a spatial updating deficit or not.

References

- Allen, G. L., Kirasic, K. C., Rashotte, M. A. & Haun, D. B. M. (2004) Aging and path integration skill: Kinesthetic and vestibular contributions to wayfinding. *Perception & Psychophysics* 66(1): 170-179.
- Bird, C. M. & Burgess, N. (2008) The hippocampus and memory: insights from spatial processing. *Nature Reviews Neuroscience* 9(3): 182-194.

- Braak, H. & Braak, E. (1995) Staging of Alzheimer's disease-related neurofibrillary changes. *Neurobiology of aging* 16(3): 271-278.
- Burgess, N. (2008) Spatial cognition and the brain. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1124(1): 77-97.
- Etienne, A. S. & Jeffery, K. J. (2004) Path integration in mammals. *Hippocampus* 14(2): 180-192.
- Farrell, M. J. & Robertson, I. H. (1998) Mental rotation and the automatic updating of body-centered spatial relationships. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition* 24(1): 227-232.
- Farrell, M. J. & Robertson, I. H. (2000) The automatic updating of egocentric spatial relationships and its impairment due to right posterior cortical lesions. *Neuropsychologia* 38(5): 585-595.
- Folstein, M. F., Folstein, S. E. & McHugh, P. R. (1975) "Mini-mental state": a practical method for grading the cognitive state of patients for the clinician. *Journal of psychiatric research* 12(3): 189-198.
- Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S., Rémy, C. & Baci, M. (2014) Differential hippocampal and retrosplenial involvement in egocentric-updating, rotation, and allocentric processing during online spatial encoding: an fMRI study. *Frontiers in human neuroscience* 8(150).
- Gomez, A., Rousset, S., Bonniot, C., Charnallet, A. & Moreaud, O. (2014) Deficits in egocentric-updating and spatial context memory in a case of developmental amnesia. *Neurocase*: 1-18. <http://dx.doi.org/10.1080/13554794.2014.890730>
- Gomez, A., Rousset, S. & Charnallet, A. (2012) Spatial deficits in an amnesic patient with hippocampal damage: questioning the multiple trace theory. *Hippocampus* 22(6): 1313-1324.
- Hort, J., Laczp, J., Vyhnelek, M., Bojar, M., Bures, J. & Vlek, K. (2007) Spatial navigation deficit in amnesic mild cognitive impairment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(10): 4042-4047.
- Iachini, I., Iavarone, A., Senese, V. P., Ruotolo, F. & Ruggiero, G. (2009) Visuospatial memory in healthy elderly, AD and MCI: a review. *Current Aging Science* 2(1): 43-59.
- Kim, S., Sapiurka, M., Clark, R. E. & Squire, L. R. (2013) Contrasting effects on path integration after hippocampal damage in humans and rats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(12): 4732-4737.
- Lithfous, S., Dufour, A. & Després, O. (2013) Spatial navigation in normal aging and the prodromal stage of Alzheimer's disease: Insights from imaging and behavioral studies. *Ageing research reviews* 12(1): 201-213.
- McKhann, G., Drachman, D., Folstein, M., Katzman, R., Price, D. & Stadlan, E. M. (1984) Clinical diagnosis of Alzheimer's disease Report of the NINCDS-ADRDA Work Group* under the auspices of Department of Health and Human Services Task Force on Alzheimer's Disease. *Neurology* 34(7): 939-939.
- McNaughton, B. L., Battaglia, F. P., Jensen, O., Moser, E. I. & Moser, M.-B. (2006a) Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'. *Nature Reviews Neuroscience* 7(8): 663-678.
- McNaughton, B. L., Battaglia, F. P., Jensen, O., Moser, E. I. & Moser, M.-B. (2006b) Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'. *Nature Reviews Neuroscience* 7(8): 663-678.
- Mittelstaedt, M. L. & Mittelstaedt, H. (1980) Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften* 67(11): 566-567.
- Nedelska, Z., Andel, R., Laczo, J., Vlcek, K., Horinek, D., Lisy, J., Sheardova, K., Bures, J. & Hort, J. (2012) Spatial navigation impairment is proportional to right hippocampal volume. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(7): 2590-2594.
- O'Keefe, J. & Nadel, L. (1978) *The hippocampus as a cognitive map*, Clarendon Press.
- Pai, M. C. & Jacobs, W. J. (2004) Topographical disorientation in community-residing patients with Alzheimer's disease. *International journal of geriatric psychiatry* 19(3): 250-255.
- Pengas, G., Patterson, K., Arnold, R. J., Bird, C. M., Burgess, N. & Nestor, P. J. (2010) Lost and found: bespoke memory testing for Alzheimer's disease and semantic dementia. *Journal of Alzheimer's Disease* 21(4): 1347-1365.
- Philbeck, J. W., Behrmann, M., Levy, L., Potolicchio, S. J. & Caputy, A. J. (2004) Path integration deficits during linear locomotion after human medial temporal lobectomy. *Journal of cognitive neuroscience* 16(4): 510-520.
- Serino, S. & Riva, G. (2013) Getting lost in Alzheimer's disease: A break in the mental frame syncing. *Medical hypotheses* 80(4): 416-421.
- Shrager, Y., Kirwan, C. B. & Squire, L. R. (2008) Neural basis of the cognitive map: Path integration does not require hippocampus or entorhinal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(33): 12034-12038.
- Vlcek, K. (2011) Spatial navigation impairment in healthy aging and Alzheimer's disease. In: *The Clinical Spectrum of Alzheimer's Disease: The Charge Toward Comprehensive Diagnostic and Therapeutic Strategies*, ed.^eds. d. I. M. S. M., InTech.
- Wang, R. F. & Simons, D. J. (1999) Active and passive scene recognition across views. *Cognition* 70(2): 191-210.

- Weniger, G., Ruhleder, M., Lange, C., Wolf, S. & Irle, E. (2011) Egocentric and allocentric memory as assessed by virtual reality in individuals with amnesic mild cognitive impairment. *Neuropsychologia* 49(3): 518-527.
- Whishaw, I. Q., McKenna, J. E. & Maaswinkel, H. (1997) Hippocampal lesions and path integration. *Current opinion in neurobiology* 7(2): 228-234.
- Wolbers, T., Hegarty, M., Büchel, C. & Loomis, J. M. (2008) Spatial updating: how the brain keeps track of changing object locations during observer motion. *Nature neuroscience* 11(10): 1223-1230.
- Wolbers, T., Wiener, J. M., Mallot, H. A. & Büchel, C. (2007) Differential recruitment of the hippocampus, medial prefrontal cortex, and the human motion complex during path integration in humans. *The Journal of Neuroscience* 27(35): 9408-9416.
- Worsley, C. L., Recce, M., Spiers, H. J., Marley, J., Polkey, C. E. & Morris, R. G. (2001) Path integration following temporal lobectomy in humans. *Neuropsychologia* 39(5): 452-464.
- Yew, B., Alladi, S., Shailaja, M., Hodges, J. R. & Hornberger, M. (2013) Lost and forgotten? Orientation versus memory in Alzheimer's disease and frontotemporal dementia. *Journal of Alzheimer's disease* 33: 473-481

D.2. Analyses complémentaires : évaluation du lien entre le déficit en mise à jour et les aptitudes non-spatiales des patients

L'objectif de ces analyses exploratoires est de dissocier nos deux groupes de patients atteints d'une maladie d'Alzheimer sur des facteurs non-spatiaux afin de préciser l'origine du déficit en mise à jour égocentree trouvé chez certains patients. La majorité des patients ayant effectué un bilan neuropsychologique au Centre de Mémoire de Ressource et de Recherche (CMRR) de l'hôpital universitaire de la Tronche, nous avons tout d'abord effectué des analyses pour évaluer si les deux groupes de patients différaient sur l'un des tests du bilan neuropsychologique. De plus, un sous-groupe de patients a également passé des épreuves conçues spécialement pour évaluer leur performance en mémoire épisodique d'une manière plus écologique que ne le permettent les tests du bilan neuropsychologique (un test de mémoire épisodique écologique développé pour l'étude et un questionnaire). Nous avons donc également regardé si nos deux groupes différaient sur ces tests. Si la mémoire épisodique repose sur le processus de mise à jour égocentree, nous nous attendons à ce que nos deux groupes de patients diffèrent également sur l'évaluation de la mémoire épisodique mais pas sur les autres fonctions cognitives.

Différenciation des groupes de patients sur les scores au bilan neuropsychologique

Nous avons effectué des tests de t de Student afin de distinguer les deux groupes de patients sur les tests du bilan neuropsychologique évaluant (1) les fonctions mnésiques, (2) les fonctions exécutives, (3) les fonctions instrumentales et (4) le niveau général. Nous nous sommes assurés que les bilans neuropsychologiques avaient été réalisés au maximum 2 ans avant notre étude. Les tests utilisés dans le bilan neuropsychologique des patients n'étant pas toujours similaires, nous avons dû écarter certains tests de l'analyse car un nombre trop restreint de patients avaient été évalué sur ceux-ci. De même, l'ensemble des patients n'a pas nécessairement effectué l'ensemble des tests d'où des variations dans les degrés de liberté sur les analyses statistiques effectuées.

L'évaluation neuropsychologique des fonctions mnésiques des patients a porté sur les différents sous-scores du test de rappel libre/rappel indicé à 16 items (RL/RI-16) (Van der Linden et al., 2004) qui évalue la mémoire épisodique verbale et sur les sous-score en rappel immédiat et différé de la figure de la BEM 144 (Signoret, 1991) qui évalue la mémoire épisodique visuelle. On trouve une différence significative entre nos deux groupes de patients sur certains sous-scores du RI/RL-16. Les patients avec un déficit en mise à jour égocentree ont de meilleurs résultats à certains sous-items du RL/RI-16 que les patients sans déficits. Ils

réussissent mieux dans les sous-test de rappel libre ($t(29) = 2,14$; $p < .05$; $m_{DSU \text{ patients}} = 4.75$ mots, $m_{PSU \text{ patients}} = 3.30$ mots) et indicé n°1 ($t(29) = 3,58$; $p < .01$; $m_{DSU \text{ patients}} = 11.62$ mots, $m_{PSU \text{ patients}} = 7.78$ mots), au rappel indicé n°2 ($t(29) = 2,20$; $p < .05$; $m_{DSU \text{ patients}} = 11.37$ mots, $m_{PSU \text{ patients}} = 8.56$ mots), au rappel indicé différé ($t(29) = 2,75$; $p < .05$; $m_{DSU \text{ patients}} = 12.25$ mots, $m_{PSU \text{ patients}} = 8.61$ mots) et en reconnaissance ($t(31) = 2,11$; $p < .05$; $m_{DSU \text{ patients}} = 14.89$ mots, $m_{PSU \text{ patients}} = 13.08$ mots). On ne trouve en revanche aucune différence entre les deux groupes de patients sur le rappel de la figure de la BEM 144.

L'évaluation des fonctions exécutives a porté sur les performances des patients au Trail Making Test dans sa version A et B (Tombaugh, 2004) qui évalue la rapidité et la flexibilité mentale, sur les épreuves de fluence catégorielle et alphabétique (Cardebat, Doyon, Puel, Goulet, & Joannette, 1990) qui évaluent les capacités de générations et sur les empans de chiffres endroits et envers de la WAIS qui évaluent respectivement la mémoire à court terme et la mémoire de travail (Weshler, 1991). Les deux groupes de patients ne diffèrent sur aucun de ces tests.

L'évaluation des fonctions instrumentales a porté sur les fonctions visuo-spaciales avec les sous tests lettres dégradées et localisation de chiffres de la batterie VOSP (Lezak, Howieson, & Loring, 2004) ; les praxies ont été évaluées avec des tests de praxies constructives, de gestes symboliques, de gestes sans signification et sur une tâche de copie de dessin ; le langage a été évalué avec un test de dénomination d'images et une tâche d'écriture de mots irréguliers. On ne trouve aucune différence sur ces tests entre nos deux groupes de patients.

Le niveau général est évalué avec les sous-tests Matrices et Similitudes de la WAIS (Weshler, 1991) ainsi qu'avec des tâches de calcul mental et d'opérations posées. On ne trouve aucune différence entre nos deux groupes de patients sur ces tests.

Ces analyses soulignent que, d'une manière intéressante, nos patients ne diffèrent ni sur le niveau général, ni sur les fonctions exécutives et instrumentales, ce qui est congruent avec l'absence de différence trouvée sur les scores au MMSE. Cela permet de conforter l'hypothèse selon laquelle le déficit trouvé dans la condition mise à jour est bien dû à une atteinte spécifique de la mise à jour égocentrée. Nous trouvons néanmoins une différence entre nos deux groupes de patients sur l'évaluation de leur mémoire épisodique verbale. Cependant, cette différence est inverse à nos prédictions puisque les patients ayant un déficit en mise à jour égocentrée sont meilleurs en mémoire épisodique verbale que les patients non déficitaires. Le test du RL/RI-16 n'évaluant que la composante verbale de la mémoire épisodique et étant très peu écologique puisque la récupération porte uniquement sur des

mots, nous avons donc testé, à titre prospectif, si cet avantage se retrouve lorsque la mémoire épisodique est évaluée sous un angle plus écologique.

Différenciation des groupes de patients sur les tests de mémoire épisodique écologiques

Ces analyses ont été réalisées sur un sous-groupe de 19 patients, comprenant 6 patients déficitaires en mise à jour et 13 patients non-déficitaires. Ces patients ont effectué une tâche de mémoire épisodique écologique développée spécialement pour l'expérience. Cette tâche s'est déroulée après la passation de la tâche de rotation et consistait en des questions de rappel et de reconnaissance portant sur trois événements intervenus durant la séance (cf. questionnaire en Annexe I). Ces questions portaient sur les composantes « quoi », « où » et « quand » des événements. Nous avons calculé trois scores de rappel « quoi », « où » et « quand », trois scores de reconnaissances « quoi », « où » et « quand », un score de reconnaissance de visage et enfin un score total. Les *t* de Student effectués sur ces scores n'indiquent aucune différence entre nos groupes.

Parallèlement à la passation de l'expérience, nous avons demandé aux personnes accompagnant les patients de remplir un questionnaire de mémoire auto-rapporté (QAM : Van der Linden, Wyns, Coyette, Von Freckell, & Seron, 1989) dans sa version à remettre à un proche du patient. Les proches répondaient à 64 questions sur des échelles en 6 points allant de « jamais » à « toujours » pour indiquer la fréquence d'apparition dans la vie quotidienne de déficits divers. Ce questionnaire regroupe diverses questions interrogeant sur des aspects épisodiques, sémantiques et procéduraux de la mémoire des patients. Ces questions étaient réparties dans les 10 rubriques suivantes : mémoire générale, mémoire des conversations, mémoire des films et livres, distractions, mémoire des personnes, utilisation d'objets, actualités, lieux, actions, vie personnelle et facteurs déclenchant. Une question de la rubrique « lieux » nous intéressait tout particulièrement puisqu'elle évaluait la désorientation topographique (« Lui arrive-t-il/elle de se perdre dans des endroits connus depuis longtemps et que, par ailleurs, il/elle fréquente régulièrement ? »). Des *t* de student ont été effectués sur les sous-scores calculés aux différentes rubriques du QAM, sur un score totalisant l'ensemble des items du QAM et enfin sur l'item évaluant la désorientation topographique. Ces analyses ont été menées sur 18 patients car l'un des patient n'avait pas de proches pouvant remplir ce questionnaire (ce dernier patient n'était pas déficitaire en mise à jour). On trouve une différence entre les deux groupes de patients uniquement sur la rubrique « Personne » ($t(16) = -2,55$; $p < .05$), dans laquelle les proches de patients atteints en mise à jour indiquent plus

fréquemment que ceux-ci présentent des déficits par rapport aux patients non déficitaires. Ceci est particulièrement vrai pour la question d'ordre épisodique « A-t-il / elle des difficultés à reconnaître le visage de personnes connues depuis peu et qu'il/elle fréquente actuellement ? » ($t(16) = -3,51$; $p < .01$). De plus, l'analyse de l'item évaluant la désorientation topographique indique que les proches de patients atteints en mise à jour indiquent plus fréquemment que ceux-ci ont tendance à se perdre dans des lieux familiers que les patients non déficitaires ($t(16) = 2,15$; $p < .05$).

En résumé, les analyses complémentaires effectuées ne permettent pas d'associer le déficit en mise à jour égocentrée à un déficit de mémoire épisodique. De même, ces analyses ne permettent pas de préciser clairement l'origine de la dissociation trouvée sur les compétences en mise à jour des patients. En effet, nos deux groupes de patients ne diffèrent sur presque aucune des fonctions évaluées par le bilan neuropsychologique ou par les tests de mémoire épisodique écologique. Les résultats obtenus indiquent que les patients diffèrent uniquement sur certains tests évaluant la mémoire, cependant ces résultats semblent contradictoires. Les patients déficitaires en mise à jour semblent mieux réussir certains items du RL/RI 16 évaluant la mémoire épisodique verbale alors qu'ils présentent plus d'oublis au QAM sur les éléments concernant les personnes. Cependant, ce déficit mnésique trouvé dans le QAM n'étant pas retrouvé dans les autres rubriques, il est difficile de savoir à quoi l'attribuer. De même, l'avantage trouvé dans le RL/RI-16 n'est obtenu que sur certains sous-tests (principalement en reconnaissance et en rappel indicé). Par conséquent, bien que les indications semblent consistantes, il est difficile de conclure de manière définitive sur une différence de mémoire verbale. Enfin, nous obtenons une différence sur l'évaluation par questionnaire de la désorientation topographique, les patients déficitaires en mise à jour égocentrée ayant plus tendance à se perdre dans des lieux familiers. Cette dernière différence semble logique et elle permet même de conforter le déficit obtenu en mise à jour égocentrée puisque l'on peut supposer qu'un déficit sur le processus de mise à jour égocentrée va perturber l'appréhension de sa position dans l'espace, entraînant une augmentation de la tendance à ne plus savoir où l'on se trouve et donc à se perdre.

Cet ensemble de résultats ne permet donc pas de conclure sur nos hypothèses initiales puisque nous n'obtenons pas de différences entre nos deux groupes de patients sur certains tests de mémoire épisodique et que les quelques résultats obtenus sont contradictoires. Par conséquent, il n'existe peut-être pas de lien entre les déficits en mémoire épisodiques et les compétences en mise à jour égocentrée des patients atteints de la maladie d'Alzheimer. Cela

irait à l'encontre des résultats obtenus chez les patients amnésiques (Gomez, Rousset, Bonniot, Charnallet, & Moreaud, 2014) mais ne peut pas être exclu. Une autre hypothèse serait que nous n'avons pas évalué correctement la mémoire épisodique et que les résultats obtenus aux différents tests ne permettent pas de donner des indications fiables sur l'aspect multidimensionnel et écologique de son fonctionnement.

L'étude 10 a évalué si les patients atteints d'une maladie d'Alzheimer présentaient un déficit pour effectuer une mise à jour égocentrée lors d'une tâche de rotation les yeux bandés. Les résultats indiquent que **seuls certains patients présentent un trouble de la mise à jour égocentrée alors que les autres ont des performances similaires à celles des participants contrôles**. Ce trouble semble restreint au processus de mise à jour égocentrée et n'est pas expliqué ni par l'âge, ni par le niveau cognitif global évalué par le score MMSE. On ne peut donc pas expliquer la présence du trouble de la mise à jour égocentrée chez certains patients par une plus grande avancée dans la maladie, **ce trouble semblant être présent dès un stade précoce de la maladie pour les patients qui en sont atteints**. À l'inverse, chez les patients non-déficitaires en mise à jour, on trouve une dégradation progressive de la mise à jour égocentrée avec l'avancée dans la maladie. Malgré la nature automatique de la mise à jour, cette dégradation semble être liée à un déclin général de la cognition puisque l'on trouve également une dégradation des performances avec l'avancée dans la maladie dans les conditions contrôle et ignorer de notre tâche.

Des analyses complémentaires réalisées pour spécifier l'origine du déficit en mise à jour égocentrée, et pour évaluer un éventuel lien entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique, n'ont donné aucun résultat permettant de répondre à ces questions. Ainsi, **les fonctions instrumentales, exécutives et le niveau général ne diffèrent pas entre les patients** déficitaires et non-déficitaires ce qui appuie l'hypothèse d'un déficit spécifique de la mise à jour égocentrée chez certains patients mais ne permet pas d'en préciser l'origine. Concernant l'évaluation de la mémoire épisodique, nous obtenons des résultats contradictoires entre les performances des patients déficitaires en mise à jour et des patients non-déficitaires, ce qui ne nous permet pas de conclure sur nos hypothèses initiales.

Discussion et perspectives

Chapitre 7. Discussion générale, perspectives et conclusions

Cette thèse étudie le lien entre mémoire épisodique et traitement de l'espace. Son objectif était d'évaluer le modèle de Gomez et collaborateurs qui propose que la mémoire épisodique repose sur un traitement spatial particulier, le processus de mise à jour égocentrée. Le travail théorique et expérimental mis en œuvre durant cette thèse a visé, à la fois à chercher des arguments supplémentaires en faveur de cette proposition, mais également à la développer et à préciser des mécanismes sous-tendant le lien entre mémoire épisodique et mise à jour égocentrée.

Le modèle de Gomez et collaborateurs se démarque des modèles classiques liants mémoire épisodique et traitements de l'espace (i.e., MTT, Nadel & Moscovitch, 1998 et BBB, Byrne, Becker, & Burgess, 2007) qui proposent qu'une représentation de l'espace allocentrée sert de support à l'engramme épisodique. L'accès ou non à cet engramme spatialisé constituerait ainsi le caractère déterminant de l'épisodicité des évocations mnésiques. Ces modèles proposent ainsi une vue représentationnelle de la mémoire épisodique en la faisant reposer sur des représentations statiques spatialisées sur lesquels s'appuie un processus recréant les perceptions égocentrées expérimentées à l'encodage. Cette re-création des informations égocentrées lors de la remémoration se baserait sur un processus de transfert des informations allocentrées en informations égocentrées (ce processus étant déjà à l'œuvre lors de l'encodage pour transformer les informations égocentrées en une seule et unique représentation allocentrée). Ce transfert s'effectuerait sur la base du processus de mise à jour égocentrée qui permet d'actualiser automatiquement et en continue les informations égocentrées grâce à la prise en compte des informations idiothétiques. Gomez et collaborateurs proposent que ce processus de transfert soit crucial dans la mémoire épisodique et à la base du sentiment de conscience autoévaluative. En effet, la représentation allocentrée peut également servir de support à l'imagination d'événements, ce qui la rend insuffisante pour soutenir seule l'épisodicité de la remémoration de souvenirs. Cependant, le processus de transfert proposé par le modèle BBB n'est pas non plus suffisant car il rend possible la création de n'importe quel point de vue égocentré sur une scène, indépendamment du fait que

celui-ci ait été expérimenté ou non lors de l'encodage. En se situant dans le cadre du modèle BBB, Gomez et collaborateurs ont donc proposé de doter ce processus de transfert d'une mémoire des opérations effectuées à l'encodage. Cette mémorisation permettrait la présence de différents niveaux de fluence lors du transfert de l'information allocentrée en information égocentrée. La perception d'un transfert plus fluente serait ainsi attribuée au fait que cette perception égocentrée a déjà été expérimentée auparavant, cette attribution entraînant l'émergence d'un sentiment de conscience autoévidente sur l'évènement remémoré. Cette proposition repose sur une vue attributionnelle de la mémoire, la mémoire épisodique est alors considérée comme un phénomène émergent des propriétés des processus à l'œuvre lors de la reconstruction du souvenir et plus particulièrement du processus de mise à jour égocentrée.

L'objectif de cette thèse étant d'évaluer cette proposition, nous sommes partis des éléments peu ou pas développés par Gomez et collaborateurs et en avons extrait deux grands axes qui ont orientés nos recherches. L'axe 1 développe l'approche attributionnelle de la mémoire épisodique et évalue l'hypothèse selon laquelle la conscience autoévidente repose sur une fluence du processus de mise à jour égocentrée. Une première série d'étude, dans laquelle la fluence de mise à jour égocentrée est manipulée expérimentalement lors de la reconnaissance, teste son effet sur une procédure RK. L'axe 2 développe le lien causal entre la mémoire épisodique et la mise à jour égocentrée en ligne en s'intéressant aux différents moyens d'induire expérimentalement un processus de mise à jour égocentré automatique. Nous nous sommes particulièrement intéressés à l'effet d'interférence que la réalisation d'une tâche de mise à jour égocentrée peut avoir sur une tâche de mémoire épisodique. Enfin, un dernier axe, (qualifié initialement en tant que sous-axe de l'axe 2) tente d'amener des arguments neuropsychologiques en évaluant un déficit de mise à jour égocentrée chez des patients atteints d'une maladie d'Alzheimer. Dans une première partie, nous synthétiserons les principaux résultats de nos études et les discuterons afin d'amener une vue d'ensemble sur les apports expérimentaux de cette thèse et pour les mettre en perspective. Le Tableau 5 résume les questions posées, la méthode, les principaux résultats et les conclusions et interprétations pour chaque étude. Dans une seconde partie, nous discuterons de l'implication de ce travail pour le modèle de Gomez et collaborateurs mais également plus généralement pour les modèles de mémoire utilisant une approche incarnée de la cognition. Enfin, ce travail de thèse portant sur l'épisodicité du souvenir, nous aborderons l'intérêt et les limites d'une telle approche.

Tableau 5 : résumé des questions posées, méthodes utilisées, principaux résultats et conclusions/interprétations des études réalisées

Axe	Etudes	Question posée	Méthode
1	1	Dans un contexte de forte reconstruction en reconnaissance, la fluence de mise à jour égocentrée (MJE) augmente-t-elle les réponses R ?	Apprentissage et reconnaissance de trajets avec une procédure RK. Introduction de la fluence MJE avec une légère accélération, en test. Changement des éléments de l'environnement entre l'apprentissage et le test.
	2	Dans un contexte de faible reconstruction en reconnaissance, la fluence MJE augmente-t-elle les réponses R et ce indépendamment de la stratégie spatiale ?	Méthode similaire à l'étude 1. Utilisation en inter-sujet de deux environnements différents. Changement d'apparence des environnements entre l'apprentissage et le test.
	3	Dans un contexte où la reconstruction de l'item cible n'est pas nécessaire en reconnaissance, la fluence MJE augmente-t-elle les réponses R ?	Méthode similaire à l'étude 1. Environnements identiques entre l'apprentissage et le test.
	4	Dans un contexte où la reconstruction d'évènements non-spatiaux peut s'établir lors de la reconnaissance, la fluence MJE augmente-t-elle les réponses R ?	Méthode similaire à l'étude 1. Environnements identiques entre l'apprentissage et le test avec la présence de bulles à l'apprentissage.
2	5	Les performances de ME sont-elles améliorées par la présence d'un processus de MJE en ligne par rapport à un processus allocentré (Allo), tous deux réalisés en réalité virtuelle, lors de l'encodage ? Réplication des résultats de Gomez et al. (2009).	Encodage de mots dans deux contextes spatiaux distincts, en réalité virtuelle : MJE (pointer un objet depuis sa position) et Allo (pointer un objet par rapport à un autre). Récupération en rappel (+ RK) et en reconnaissance (+RK et rappel de source)
	6	La présence d'un traitement MJE interfère-t-elle plus avec les performances dans une tâche de ME qu'un traitement Allo ?	Encodage de listes de mots. Rappel de liste ou tâche de catégorie simultanément à la réalisation d'une tâche MJE ou Allo. Tâches spatiales en réalité virtuelle, adaptées de l'étude 5.
	7	La présence d'un traitement MJE lors d'un déplacement réel interfère-t-elle plus avec les performances dans une tâche de ME qu'un traitement Allo ou de maintien d'un point de vue égocentré (Ego) ?	Encodage de liste de mots. Tâches spatiales adaptées de Simons & Wang (1998). Rappel de liste simultanément à une tâche MJE (déplacement participant), Allo (déplacement table) ou Ego (déplacement table et participant).
	8	La présence d'un maintien d'un point de vue Ego lors d'un déplacement réel interfère-t-elle plus avec les performances dans une tâche de ME qu'un traitement Allo ?	Encodage de liste de mots. Tâches spatiales similaires à l'étude 7 mais ne conserve que les conditions Allo et Ego. Rappel de liste ou tâche de similitude (tâche de mémoire sémantique) simultanément aux tâches Allo ou Ego.
	9	Une MJE automatique lors d'un déplacement réel interfère-t-elle plus avec les performances dans une tâche de ME qu'un maintien des informations Ego lors d'un déplacement ?	Encodage de liste de mots. Tâches spatiales adaptées de Farrell & Robertson (1998). Rappel de liste simultanément à une tâche MJE (rotation sur soi et pointage depuis l'arrivée) ou Ignorer (rotation et pointage depuis la position de départ).
2 ^{bis}	10	Les patients atteints d'une maladie d'Alzheimer ont-ils un déficit associé en MJE ? L'évolution du déficit de ME est-elle corrélée à une évolution du déficit de la MJE ?	La tâche de Farrell & Robertson (1998) utilisée dans l'étude 9, a été réalisée par 34 patients et 28 contrôles appariés. Les patients ont également réalisés un bilan neuropsychologique et des tâches de mémoire épisodique.

Résultats principaux	Conclusion/interprétation	Etudes
La présence d'une fluence MJE augmente les réponses R uniquement sur les items appris. Elle n'a pas d'effet sur le nombre de reconnaissances.	La fluence MJE a un effet sur la mémoire épisodique (ME). Sa perception entraîne une attribution de conscience auto-noétique mais uniquement quand celle-ci concerne la reconstruction d'un événement réellement vécu.	1
La présence d'une fluence MJE augmente les réponses R uniquement lors de la 1 ^{ère} présentation des items. Elle diminue les réponses R lors de la 2 ^{nde} présentation.	Il serait nécessaire qu'une reconstruction intervienne lors de la reconnaissance pour que la fluence MJE soit attribuée à de la mémoire épisodique (ME)	2
La présence d'une fluence diminue les réponses R associées aux bonnes reconnaissances ainsi que le nombre de reconnaissances.	Il est nécessaire qu'un processus de reconstruction de l'item-cible soit à l'œuvre pour que la fluence MJE soit attribuée à de la ME.	3
Pas d'effet de la fluence MJE, ni sur les réponses R, ni sur les reconnaissances. Augmentation des réponses R sur les items appris fluents par rapport à l'étude 3.	Impossibilité de dissocier la présence de deux effets opposés d'une absence d'effet. Possibilité d'un effet sporadique de la fluence MJE sur la ME.	4
Aucun effet du contexte spatial d'encodage sur les performances en ME. La tâche MJE est plus facile que la tâche Allo (Temps de réaction (TR) et erreurs d'angle inférieurs).	Pas de réplication des résultats de Gomez et al. (2009). En réalité virtuelle, pas d'effet des traitements spatiaux présents lors de l'encodage de mots.	5
Les TR au rappel de liste sont plus longs lors de la tâche MJE qu'Allo. Il n'y a pas de différence dans la tâche de catégorie. Les erreurs d'angle sont plus importantes dans la tâche MJE qu'Allo.	Effet d'interférence spécifique de la tâche MJE sur la ME mais possibilité que l'effet soit dû à la difficulté de la tâche MJE par rapport à la tâche Allo en réalité virtuelle.	6
Pas d'effet des tâches spatiales sur TR et les BR au rappel de liste. La tâche Ego est plus facile que la tâche MJE, qui est plus facile que la tâche Allo. Il y a un effet du rappel de liste sur les BR des tâches Allo et Ego mais pas sur la tâche MJE.	Pas d'effet d'interférence des tâches spatiales sur la ME. La tâche de ME interfère sur les tâches Ego et Allo mais pas sur la tâche MJE. Suspicion de non-automatisme et de la présence d'un traitement Allo sur la tâche MJE.	7
Les TR au rappel de source sont plus longs dans la condition Ego qu'Allo. À l'inverse, les TR de la tâche de similitude sont longs dans la condition Allo qu'Ego. Les performances sont meilleures dans la tâche Ego qu'Allo.	Effet d'interférence de la tâche Ego sur la ME. Effet restreint à la ME et non attentionnel car la tâche Ego est plus facile que la tâche Allo et elle n'interfère pas sur la tâche de similitude.	8
Les TR au rappel de source sont plus longs dans la condition MJE qu'Ignorer. La tâche MJE est mieux réussie que la tâche Ignorer. Les erreurs d'angle à la tâche MJE (mais pas à la tâche Ignorer) augmentent en présence de la tâche ME.	L'induction de la MJE permet bien d'évaluer l'effet d'une MJE automatique et irrépressible. On trouve un effet d'interférence de la MJE sur la ME. Cet effet ne peut pas être dû à un effet attentionnel.	9
Deux groupes de patients sont distingués : avec déficit en MJE (10 patients) et sans déficit (24 patients), avec deux voies d'évolution de la MJE distinctes. Il n'y a pas de différence claire entre ces groupes sur les scores de mémoire épisodique.	On trouve un déficit de MJE chez certains patients atteints d'une maladie d'Alzheimer. Cependant, ce déficit n'est pas systématique et ne semble pas être relié au déficit en ME dont ces patients souffrent.	10

A. Synthèse et discussion des résultats principaux

A.1. L'effet de la fluence de mise à jour égocentrée sur l'état de conscience auto-noétique dépend d'un processus de reconstruction

Dans la première série d'étude, nous avons manipulé la fluence du processus de mise à jour égocentrée afin d'évaluer si une augmentation artificielle de celle-ci, en phase test, pouvait être attribuée à tort à de la mémoire épisodique. Pour ce faire, les participants devaient apprendre des trajets sur lesquels ils étaient interrogés lors d'une tâche de reconnaissance associée à une procédure RK. Lors de cette tâche, certains extraits de trajets étaient modifiés, une légère accélération ayant été introduite en fin de tournant, au moment de l'arrivée sur un nouveau point de vue. L'hypothèse est que la perception d'une arrivée facilitée sur un nouveau point de vue devrait donner la sensation que l'on accède à ce point de vue égocentré d'une manière plus fluente. La perception de cette fluence devrait être attribuée au fait que ce point de vue a déjà été expérimenté lors de l'apprentissage et donc donner lieu à un sentiment de conscience auto-noétique. La présence d'un processus de reconstruction en phase test était manipulée en variant le degré de changement sur l'environnement dans lequel se déroulent les trajets entre l'apprentissage et la phase test. En effet, le processus de mise à jour égocentrée devrait être à l'œuvre lors de la récupération uniquement dans le cas où une reconstruction intervient. Ainsi, la perception d'une fluence du processus de mise à jour ne serait attribuée à de la mémoire épisodique que dans le cas où ce processus a des raisons de se dérouler, c'est à dire lorsqu'une reconstruction est nécessaire pour effectuer la tâche de reconnaissance. La série d'études menées dans cet axe amène un ensemble de preuves allant dans ce sens.

Dans l'**étude 1**, le processus de reconstruction est poussé à son maximum, la nature des éléments constituant l'environnement étant modifiée (i.e., les plantes deviennent des cylindres verts alors que des armoires deviennent des murs gris). La réalisation de la tâche de reconnaissance nécessite alors toujours de reconstruire les éléments afin de pouvoir juger si l'on a déjà traversé cette partie de l'environnement ou non. Dans cette étude, la présence de l'accélération augmente les réponses R sur les reconnaissances correctes mais elle n'augmente pas le nombre de reconnaissances. L'effet de la fluence sur les réponses R est déterminant puisqu'il montre un effet spécifique de la fluence du processus de mise à jour égocentrée sur la conscience auto-noétique et donc sur l'épisodicité sur sentiment de mémoire.

Dans l'**étude 2**, le processus de reconstruction est minimisé, l'environnement changeant d'apparence entre l'apprentissage et le test mais les éléments conservant la même nature. De plus, deux types d'environnements différents étaient utilisés afin de maximiser des stratégies

d'apprentissage différentes. Un grand environnement inconnu avec des éléments dispersés aléatoirement et entouré d'indices de frontière lointains (montagnes), était comparé à un environnement familier, de taille réduite avec une place vide entouré d'indices de frontière saillants et proches (e.g., bâtiments, buissons). Les résultats indiquent qu'il n'y a aucun effet du type d'environnement utilisé. En revanche, on retrouve l'effet obtenu dans l'étude 1, autrement dit que la fluence du processus de mise à jour égocentrée augmente les réponses R. Cependant, cet effet est trouvé uniquement lorsque les items étaient présentés pour la première fois et non lorsqu'ils étaient répétés. Le fait de présenter les items deux fois a été utilisé dans l'ensemble des études de cet axe afin de présenter les items à la fois dans leur version fluente (avec une modification de la vitesse) et non-fluente (sans modification), nous assurant ainsi qu'un effet de la fluence ne serait pas dû à la nature des items utilisés mais bien à la présence d'une accélération en soi. Une analyse complémentaire indique que l'effet de fluence obtenu sur les réponses R lors de la première présentation des items est dépendant du fait que les participants s'engagent ou non dans un processus de reconstruction. À l'inverse lors de la seconde présentation des items (lorsqu'ils étaient répétés), la fluence a toujours un effet sur les réponses R mais celui-ci s'inverse. L'analyse complémentaire indique que cet effet n'est pas dépendant d'un processus de reconstruction à l'œuvre. Cet effet inverse de la fluence pourrait être dû à l'arrêt ou à la diminution du recours au processus de reconstruction pour effectuer la tâche de reconnaissance. La perception de la fluence ne pouvant alors plus être attribué à un processus de reconstruction en cours, elle devient gênante et incongrue comme elle ne correspond pas aux caractéristiques de ce qui a été appris où le trajet s'effectue à vitesse constante. Ainsi, en fonction du contexte et selon le modèle SCAPE (Whittlesea, 1997), une même fluence de mise à jour égocentrée pourrait donner lieu à des perceptions primitives différentes entraînant des attributions différentes selon la situation de reconstruction. Elle pourrait donner lieu à la perception d'une surprise (i.e., « discrepancy », traitement étonnamment fluent) quand un processus de reconstruction a lieu, perception qui serait attribuée à de la mémoire épisodique et entraînerait un sentiment de conscience autoévaluative. À l'inverse, la perception de cette fluence pourrait également donner lieu à une perception d'incongruité quand aucun processus de reconstruction n'a lieu, ce qui serait source de rejet pour l'attribution du sentiment de déjà vécu, entraînant plutôt l'attribution de réponses K associées à la reconnaissance.

Dans **l'étude 3**, le processus de reconstruction ne porte que sur des éléments annexes aux items à reconnaître du type pensées ou événements associés lors de l'apprentissage, comme les items à reconnaître étaient identiques aux items appris. Il faut bien souligner que, dans ce

dispositif expérimental, la manipulation de la fluence de mise à jour égocentrée ne portait donc pas sur les éléments reconstruits mais bien sur les items à reconnaître qui étaient identiques à ceux appris. Dans cette étude, la présence de l'accélération diminue les réponses R sur les reconnaissances d'items appris. Cette configuration de résultats est similaire à celle obtenue dans l'étude 2 lorsque les items étaient répétés. Cela suggère que l'absence de processus de reconstruction sur l'item contenant la fluence a pu entraîner une perception d'incongruité et non de surprise. Cette perception primitive d'incongruité a pu alors entraîner une tendance à d'avantage attribuer des réponses K que R en présence d'une fluence. Cette inversion de l'effet de la fluence obtenue dans cette étude par rapport à l'étude 1 est particulièrement intéressante puisqu'une même manipulation de la fluence de mise à jour égocentrée a donné lieu à deux effets opposés selon le contexte et le processus d'interprétation à l'œuvre.

Dans **l'étude 4**, le processus de reconstruction porte sur des événements présents à l'apprentissage (bulles mouvantes vues au cours du trajet) et absents lors de la reconnaissance. La reconnaissance portait uniquement sur le trajet effectué dans un environnement identique à l'apprentissage, les participants pouvant également s'ils le souhaitent recréer mentalement les événements bulles pour réaliser la tâche de reconnaissance. Ici la fluence pouvait alors intervenir dans le processus de reconstruction comme le trajet sur lequel est appliquée la fluence sert de support à la re-création des événements bulles. Aucun effet de la fluence n'a été trouvé dans cette étude. Une analyse complémentaire permet de supposer que l'absence d'effet obtenu dans cette étude viendrait de la coexistence de deux effets inverses selon que le processus de reconstruction des événements est présent ou non. Cependant, cette hypothèse est indissociable d'une simple absence d'effet puisqu'il ne nous est pas possible d'isoler les essais pour lesquels un processus de reconstruction s'est effectué.

Les résultats de cette première série d'études nous indiquent que, comme le modèle de Gomez et collaborateurs le suggère, la présence d'une fluence du processus de mise à jour égocentrée donne lieu à des attributions de conscience autoévidente si un processus de reconstruction est à l'œuvre lors de la remémoration (donc que celle-ci ne se base pas sur une copie de ce qui a été appris). Ainsi, le processus de mise à jour égocentrée pourrait bien être la clé de voute du sentiment d'épisodicité ; la perception d'une fluence au cours d'une reconstruction mentale permettrait ainsi d'attribuer le statut d'événement passé vécu au produit spatialisé et foncièrement égocentré de cette reconstruction, celle-ci étant spécifique puisqu'elle reposerait sur une mise à jour égocentrée. Enfin, l'on notera que la fluence dans

cette série d'études a un effet sur la procédure RK et donc sur l'état de conscience associé à la reconnaissance mais n'a jamais d'effet sur le nombre de reconnaissances¹². Cette absence d'effet peut s'expliquer si l'on considère que l'accélération va modifier la perception du déroulé d'un processus en cours mais qu'elle ne va pas agir sur celui-ci. Ainsi, dans notre procédure expérimentale, aucune information n'est ajoutée pour permettre de mieux reconnaître ou de reconnaître plus facilement un item. À la place, l'accélération fait que la reconnaissance d'un item s'effectue différemment, cette différence pouvant alors être attribuée à l'origine du sentiment mnésique sous-tendant la reconnaissance, ici le fait d'avoir déjà vécu auparavant cet événement et donc d'être en train de recréer un événement de son propre passé.

A.2. Le rôle de l'automatisme de la mise à jour égocentrée pour sous-tendre la mémoire épisodique

Cette série d'étude vient du constat que la mise à jour égocentrée manipulée dans les études de Gomez et collaborateurs (Gomez, Cerles, Rousset, Le Bas, & Baciú, 2013b; Gomez, Rousset, & Baciú, 2009) ne nécessitait pas seulement de mettre à jour sa position au cours d'un déplacement mais également de simuler un déplacement. Ceci est problématique car il est alors impossible de savoir si les effets observés dans ces études sont dus à la présence d'un processus de simulation général ou à la spécificité du processus de mise à jour égocentrée simulé. Gomez et collaborateurs proposant que la mise à jour en ligne automatique et irrépressible soit impliquée dans la mémoire épisodique, nous avons testé leur hypothèse en s'attachant particulièrement au dispositif expérimental afin que celui-ci induise bien une mise à jour en ligne automatique.

L'étude 5 reprend le protocole de l'étude de Gomez et collaborateurs (2009) en remplaçant la simulation de la mise à jour égocentrée par une mise à jour égocentrée en ligne. Dans cette étude, la tâche de mise à jour égocentrée s'effectuait en réalité virtuelle avec un film présentant un trajet à la première personne projeté sur un écran géant. Les participants devaient retenir les positions de trois sphères rencontrées au cours du trajet. À la fin du trajet, ceux-ci devaient indiquer par rapport à leur position actuelle où était l'une des trois sphères par rapport à eux. Cette tâche nécessite de mettre à jour en continu ses liens égocentrés aux éléments rencontrés au cours du trajet. Cette tâche était opposée à une tâche allocentrée dans

¹² Hormis dans l'expérience 3 où l'effet ne serait pas dû à une attribution de la fluence de mise à jour égocentrée comme conscience auto-noétique mais à un rejet de cette fluence sur la base d'une perception primitive d'incongruité.

laquelle les participants devaient indiquer la position d'une sphère par rapport à une autre. Ces deux tâches étaient utilisées afin de créer un contexte spatial pour l'apprentissage de mots. L'effet de ces contextes spatiaux était ensuite évalué avec différentes tâches de mémoire portant sur les mots (rappel, reconnaissance, procédure RK, rappel de source, tâche de binding) et intervenant en moyenne 4 h plus tard. Nous n'avons mis en évidence aucun effet du contexte spatial d'encodage dans cette étude. Ainsi, en enlevant la composante de simulation de la tâche de mise à jour égocentré, nous n'avons pas réussi à reproduire les résultats de l'étude de Gomez et collaborateurs (2009).

Il faut cependant noter que les deux tâches spatiales de cette étude ne sont pas équivalentes puisque la tâche de mise à jour égocentrée est plus facile à réaliser que la tâche allocentrée. Nous n'avons pas pris en compte cette différence lors de l'élaboration de notre protocole puisque les performances aux tâches de mise à jour égocentrée simulée et allocentrée sont équivalentes dans le protocole de Gomez et collaborateurs. A posteriori, cette différence semble évidente comme la mise à jour égocentrée que nous souhaitons manipuler est automatique et irrépressible (Farrell & Robertson, 1998) alors que le traitement allocentré est un traitement coûteux en ressources attentionnelles et non automatique (Desrocher & Smith, 1998). Chercher à tout prix une équivalence entre ces deux tâches risquant de nuire à la bonne induction des processus spatiaux souhaités, nous avons choisi pour la suite des études de nous tourner vers une procédure d'interférence en faisant effectuer les tâches spatiales en même temps que le test de mémoire épisodique. Comme la tâche allocentrée est la plus difficile, trouver une interférence de la tâche de mise à jour égocentrée sur la tâche de mémoire épisodique ne pourra pas être dû à des facteurs non-spatiaux tels que la difficulté ou le coût attentionnel mais bien à la spécificité du processus de mise à jour égocentré.

L'étude 6 utilisait une procédure d'interférence en faisant réaliser aux participants les tâches spatiales réalisées dans l'étude 5 simultanément à une tâche rappel de liste (tâche évaluant la mémoire épisodique) ou à une tâche de catégorie (tâche évaluant la mémoire sémantique). Les tâches spatiales étaient simplifiées par rapport à l'étude 5 et se déroulaient toujours en réalité virtuelle. Les résultats indiquent que les participants mettent plus de temps pour répondre à la tâche de mémoire épisodique lorsqu'ils réalisaient la tâche de mise à jour égocentrée que la tâche allocentrée. Cette différence n'a pas été trouvée pour la tâche de catégorie, ce qui indique que cet effet est bien spécifique à la mémoire épisodique. Cependant, cette étude n'était pas conçue pour évaluer un effet sur les temps de réponse puisque les participants répondaient suite au visionnage du trajet et qu'ils avaient donc eu tout le temps de la vidéo pour réaliser la tâche de mémoire. Ainsi, les temps de réaction dans cette expérience

n'étant pas les révélateurs du moment où les participants avaient eu accès au souvenir, il est difficile de savoir à quoi attribuer ces temps de réaction plus longs dans la condition de mémoire épisodique. De plus, la tâche de mise à jour égocentrée a donné lieu à plus d'erreurs que la tâche allocentrée et l'entretien des participants suite à l'expérience a indiqué que les participants ont trouvé cette tâche plus difficile à réaliser que la tâche allocentrée. Le fait que la tâche de mise à jour égocentrée soit moins bien réussie que la tâche allocentrée indique que nous ne sommes pas parvenus dans cette étude, à induire une mise à jour égocentrée efficace et automatique. Cela est certainement dû à la nature partielle des informations sensorielles idiothétiques en réalité virtuelle, le déplacement pouvant seulement être appréhendé sur la base du flux optique, le corps restant statique. Les participants devaient ainsi simuler un déplacement de leurs corps pour mettre à jour leurs relations égocentrées aux sphères ce qui semble avoir été coûteux cognitivement pour eux.

L'étude 7 a donc eu pour objectif d'induire une mise à jour égocentrée automatique avec un déplacement réel. Pour ce faire, le protocole de Simons et Wang (1998) a été utilisé. Les participants apprenaient une configuration de trois objets disposés sur une plate-forme, puis la configuration d'objets était masquée et soit les participants (condition de mise à jour égocentrée : MJE), soit la plate-forme (condition allocentrée : Allo), soit les deux (condition de maintien d'un point de vue égocentré : Ego) effectuaient une rotation. Suite à la rotation, la configuration d'objets réapparaissait et les participants devaient alors indiquer l'objet ayant été déplacé. Ces trois conditions étaient réalisées en même temps qu'une tâche de rappel de liste similaire à l'étude 6. Les résultats ne montrent pas d'effet d'interférence des tâches spatiales sur la tâche de rappel de liste. En revanche, la comparaison entre la réalisation des tâches spatiales seules et la situation de double-tâche (avec la tâche de mémoire en parallèle) indique que les performances diminuent en situation de double-tâche dans les conditions Ego et Allo mais pas dans la condition MJE. Ainsi, la présence d'une tâche de mémoire épisodique n'interfère pas avec la réalisation d'un processus de mise à jour égocentré. Si la mémoire épisodique repose bien sur un processus de mise à jour égocentrée, alors sa réalisation aurait dû gêner le processus de mise à jour puisque les mécanismes du rappel de liste devraient être similaires à ceux de la mise à jour égocentrée. Il est possible que, dans cette étude, le processus de mise à jour égocentrée n'ait (encore) pas été correctement induit. En effet, la condition Ego pouvant être assimilée à la condition Ignorer de l'expérience de Farrell & Robertson (1998), les performances auraient dû être meilleures dans la condition MJE que dans la condition Ego si nous avions bien induit une mise à jour automatique. Or, nous avons obtenus le résultat opposé, la condition Ego étant mieux réussie que la condition MJE. Ce

résultat pourrait être expliqué par la présence du support visuel durant le déplacement et le recours aux informations allothétiques et donc à une stratégie allocentrée basée sur les repères extérieurs comme cela a été discuté dans le chapitre 5. De même, il est possible que la mise à jour égocentrée se soit effectuée par rapport à la pièce mais pas par rapport à la configuration d'objets comme ceux-ci sont virtuels et que leurs positions changent. En revanche et d'une manière moins centrale pour l'évaluation du modèle de Gomez et collaborateurs, nous avons trouvé un effet d'interférence du rappel de liste sur le traitement de l'espace égocentré, effet potentiellement intéressant qui méritait d'être précisé.

L'étude 8 reprenait à l'identique le protocole de l'étude 7 en utilisant uniquement les tâches Allo et Ego réalisées simultanément à un rappel de liste (évaluation de la mémoire épisodique) ou à une tâche de similitude (évaluation de la mémoire sémantique). Les résultats montrent que les participants répondent plus lentement au rappel de liste quand ils réalisent simultanément la tâche Ego que la tâche Allo. À l'inverse, les participants répondent plus lentement à la tâche de similitude quand ils réalisent simultanément la tâche Allo que la tâche Ego. Enfin, les performances spatiales indiquent que la tâche Ego est plus facile à réaliser que la tâche Allo. Ces résultats montrent donc un effet d'interférence du maintien d'information égocentrées en mémoire à court-terme sur la récupération épisodique à long-terme. Cet effet ne peut pas être dû à des phénomènes non spatiaux comme il est spécifique à la tâche de mémoire épisodique et que la tâche Ego est plus facile que la tâche Allo. L'effet d'interférence d'un processus purement égocentré (ou égocentré statique) sur la mémoire épisodique n'est pas proposé en tant que tel par les modèles liants mémoire épisodique et traitement de l'espace abordés dans cette thèse. En effet, le fait que les patients amnésiques hippocampolésés soient préservés pour maintenir à court-terme des représentations égocentrées (comme cela a été abordé dans les expériences de changements de points de vue discutées dans la section B.1. du Chapitre 6 de cette thèse) n'apportent pas d'indice en faveur de cette hypothèse. On peut néanmoins proposer que, dans notre étude, si la mémoire épisodique repose sur un processus de re-crédation d'un point de vue égocentré sur le contexte d'apprentissage des mots, le maintien d'un point de vue égocentré sur la configuration d'objets en mémoire « tampon » pourrait bloquer l'étape finale de ce processus, c'est-à-dire l'accès et la visualisation du point de vue égocentré recréé. Même si ce résultat ne porte pas directement sur le mécanisme de mise à jour égocentrée proposé par le modèle de Gomez et collaborateurs, il a le mérite d'attirer l'attention sur la nature foncièrement égocentrée de la récupération épisodique.

L'objectif de **l'étude 9** est de tester l'existence d'un lien causal entre la mise à jour égocentrée en ligne automatique et la mémoire épisodique. Les manipulations de la mise à jour égocentrée ayant jusque-là échoué à induire une mise à jour automatique et irrépessible, nous avons utilisé le protocole de Farell et Robertson (1998) qui permet d'induire et d'évaluer le caractère automatique et irrépessible de la mise à jour égocentrée. Suite à l'apprentissage d'une configuration de quatre objets dispersés dans une pièce, les participants effectuaient une rotation les yeux bandés. Ils devaient alors soit pointer un objet depuis leur orientation d'arrivée (condition Mise à jour), soit pointer depuis leur orientation départ, comme s'ils n'avaient pas bougé (condition Ignorer). Dans la condition Ignorer, les participants devaient éviter de mettre à jour leurs relations égocentrées lors du déplacement et maintenir en mémoire les informations égocentrées apprises. L'automatisme et l'irrépessibilité de la mise à jour égocentrée est révélée par la difficulté éprouvée par les participants dans la condition Ignorer par rapport à la condition Mise à jour. En effet, la mise à jour s'effectuant automatiquement, les participants ne pouvaient en faire fi dans la condition Ignorer et devaient donc simuler un déplacement pour effectuer le pointage comme s'ils étaient toujours sur l'orientation de départ. Les résultats obtenus dans cette étude vont dans ce sens, les participants sont plus lents et font plus d'erreurs dans la condition Ignorer que dans la condition Mise à jour. De plus, les performances dans la condition Mise à jour sont particulièrement bonnes ce qui indique également que nous avons (enfin !) réussi à induire une mise à jour égocentrée automatique et irrépessible comme nous le souhaitions. Les participants réalisaient également une condition de double-tâche avec la réalisation simultanée des tâches spatiales et d'une tâche de rappel de liste similaire aux études 7 et 8. Les résultats indiquent que les participants sont plus lents pour répondre au rappel de source dans la condition Mise à jour que dans la condition Ignorer. De plus, la présence d'une tâche de rappel de liste augmente les erreurs dans la condition Mise à jour qui est la plus facile, effet n'étant pas trouvé dans la condition Ignorer. Ces résultats montrent clairement un effet d'interférence entre la récupération épisodique et la réalisation de la mise à jour égocentrée. Ainsi, leur coréalisation entraîne une baisse des performances sur les tâches évaluant ces deux processus. Ce résultat conforte le modèle de Gomez et collaborateurs en mettant clairement en évidence un lien causal entre la mise à jour égocentrée automatique et irrépessible et la récupération épisodique.

Cette série d'études, et le tâtonnement effectué pour induire expérimentalement une mise à jour égocentrée automatique, nous ont finalement permis de mettre en évidence un lien causal entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique. Malgré la nature automatique et

irrépressible du processus de mise à jour égocentrée en ligne, il nous aura été difficile de l'induire expérimentalement et cela aura été le résultat de nombreuses tentatives avant de réussir dans l'étude 9. Ainsi, la réalité virtuelle utilisée dans les études 5 et 6, en ne fournissant que des informations idiothétiques partielles, pose problème pour induire un tel processus. En effet, si la position dans l'espace réel est prise automatiquement en compte via le processus de mise à jour égocentrée, alors elle viendra toujours interférer avec une position simulée dans un espace virtuel. Cette prise en compte irrépressible de la position dans l'environnement réel rendrait quasi-impossible l'induction d'un processus de mise à jour « pur » en réalité virtuelle. De même dans l'étude 8, les participants devaient suivre le déplacement d'un rond qui leurs indiquait comment se déplacer et à quelle vitesse, le déplacement se faisant par piétinements et d'une manière très peu naturelle. De plus, les objets dont les relations égocentrées devaient être mises à jour étaient projetés sur la plateforme et changeaient constamment de positions entre les essais. Ainsi, même si la position des participants dans la pièce était mise à jour, leurs relations égocentrées à ces objets virtuels ne l'étaient certainement pas. Le seul moyen que nous avons finalement trouvé pour induire correctement une mise à jour égocentrée automatique aura été de faire réaliser aux participants un déplacement naturel et les yeux bandés, avec une mise à jour portant sur des objets fixes et saillants de l'environnement.

Enfin, il faut noter que dans cette série d'étude, les effets d'interférence obtenus sur les tâches de mémoire épisodique ne concernent jamais les bonnes réponses mais uniquement les temps de réaction. La présence d'un processus de maintien d'informations égocentrées (étude 8) ou d'une mise à jour égocentrée (étude 9) rend la récupération épisodique plus longue à réaliser mais elle ne l'empêche pas et ne la rend pas moins efficace. À l'inverse, la présence d'une récupération épisodique ne rend pas les participants plus lents pour répondre aux tâches spatiales mais elle augmente les erreurs. Cette configuration de résultats peut s'expliquer par le fait que les processus spatiaux égocentrés (de maintien d'un point de vue et de mise à jour) et la récupération épisodique vont agir différemment face au partage de ressources communes. En effet, la récupération épisodique va finir par s'effectuer malgré tout, même si cela prend plus de temps, comme elle ne peut profiter pleinement de l'ensemble du réseau qui lui est dédiée. En revanche, les processus égocentrés se doivent d'être réalisés pleinement et de manière continue pendant la tâche pour donner lieu à des performances correctes. Par exemple, dans le cas de la mise à jour de l'étude 9, si celle-ci ne s'effectue pas ou moins bien ne serait-ce qu'un instant, cela suffira à induire une mauvaise appréhension de sa position

dans l'espace pour les participants, augmentant ainsi les erreurs d'angle mais pas les temps de réponse.

A.3. Indices obtenus dans l'étude sur la maladie d'Alzheimer et perspectives ouvertes

Le lien entre la mémoire épisodique et le traitement de l'espace repose en grande partie sur la structure cérébrale de l'hippocampe qui a des propriétés à la fois dans la mémoire épisodique, démontré par les patients atteints d'une l'amnésie antérograde hippocampique, et le traitement de l'espace, démontré par l'existence par les cellules de lieu. Afin d'appuyer leur hypothèse selon laquelle la mémoire épisodique est sous-tendue par le processus de mise à jour égocentrée, Gomez et collaborateurs ont montré que l'hippocampe est crucial pour le traitement des informations idiothétiques mais pas des informations allothétiques grâce à deux études sur des patients amnésiques hippocampolésés (Gomez et al, 2012, 2014). L'objectif de **l'étude 10** était d'apporter des arguments neuropsychologiques supplémentaires en étudiant cette fois une population de patients atteints de la maladie d'Alzheimer, cette maladie étant caractérisée par une atteinte précoce de l'hippocampe associée à un déficit de la mémoire épisodique. De plus, la présence d'une évolution dans la maladie d'Alzheimer permet de tester une coévolution entre l'aggravation du déficit de mémoire épisodique et celui de mise à jour égocentrée s'il existe, ce qui serait un argument fort en faveur d'un lien causal entre ces deux processus, argument allant plus loin qu'une simple co-occurrence de déficits.

Dans cette étude, 34 patients atteints d'une maladie d'Alzheimer et 28 contrôles appariés réalisaient la tâche de Farell et Robertson (1998) déjà utilisée dans l'étude 9. Une condition contrôle était ajoutée dans laquelle les participants effectuaient un aller-retour lors de la rotation, le pointage s'effectuant donc depuis la position de départ. Nous nous attendions à un déficit dans la condition Mise à jour chez les patients par rapport aux participants contrôles avec une préservation voir de meilleures performances dans la condition Ignorer comme il n'y ne devrait pas avoir d'effet d'interférence de la mise à jour égocentrée sur le maintien du point de vue initial. Les résultats indiquent que certains patients présentent un déficit en mise à jour égocentrée alors que d'autres ont des performances similaires aux participants contrôles. En revanche, l'ensemble des patients sont déficitaires dans la condition Ignorer. Le déficit trouvé dans la condition Mise à jour chez certains patients semble être bien spécifique à la mise à jour égocentrée et non à des facteurs autres puisqu'il permet aux patients déficitaires en mise à jour d'être meilleurs dans la condition Ignorer par rapport aux patients non-déficitaires en mise à jour. Cet avantage trouvé dans la condition Ignorer s'explique par une levée partielle de l'interférence due à la mise à jour égocentrée dans la condition Ignorer

comme celle-ci est perturbée. De même, le déficit en mise à jour ne s'explique pas par une plus grande avancée dans la maladie, par un niveau cognitif général plus bas ou par d'autres fonctions cognitives puisque les patients déficitaires et ceux non-déficitaires ne diffèrent pas sur les fonctions instrumentales, exécutives, et le niveau général évalués au bilan neuropsychologique, ni sur le score au MMSE. Les analyses sur le score du MMSE indiquent d'ailleurs que ce déficit semble pouvoir être présent précocement dans la maladie chez les patients atteints en mise à jour égocentrée alors que le processus de mise à jour (bien qu'il soit automatique) semble se dégrader progressivement avec l'avancée dans la maladie chez les patients non atteints. Des analyses exploratoires menées pour évaluer le lien entre le déficit en mise à jour et la mémoire épisodique n'ont pas donné de résultats.

Pour résumer, cette étude nous a permis de dissocier deux groupes de patients présentant ou non un déficit en mise à jour avec deux voies d'évolution distinctes de ce processus au cours de la maladie. On ne trouve donc pas de déficit systématique de la mise à jour égocentrée dans la maladie d'Alzheimer, ni de lien entre le déficit de mise à jour égocentrée et la mémoire égocentrée comme nous l'avions prédit. Ainsi, bien que le diagnostic d'Alzheimer repose sur la présence d'une diminution du volume de l'hippocampe et de troubles de la mémoire épisodique, seul un tiers des patients présente un déficit en mise à jour égocentrée. Il serait extrêmement intéressant d'aller plus loin sur ce résultat et d'approfondir la caractérisation de cette dissociation dans la maladie d'Alzheimer. Cela pourrait concerner la recherche de différences comportementales que ce déficit en mise à jour peut entraîner notamment sur les aspects spatiaux et mnésiques de la vie quotidienne mais également sur des analyses de volumétrie cérébrale pour évaluer si ces patients présentent des atteintes cérébrales distinctes. La compréhension de cette dissociation est extrêmement importante, à la fois sur un aspect fondamental, pour mieux spécifier le fonctionnement de la mise à jour égocentrée et ses bases cérébrales, mais également d'une manière appliquée, pour une meilleure prise en charge des troubles des patients atteints d'une maladie d'Alzheimer. En effet, la stratégie de remédiation de la désorientation topographique par exemple devrait prendre en compte la présence d'un déficit en mise à jour égocentrée, ces patients ne se perdant certainement pas pour les mêmes raisons que les patients non déficitaires en mise à jour. Enfin, ces résultats questionnent le modèle de Gomez et collaborateurs car on ne trouve aucun lien entre le déficit en mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique. Soit cet effet n'existe pas, ce qui remettrait en cause le modèle de Gomez et collaborateurs, soit l'absence de lien pourrait être liée à une mauvaise opérationnalisation de l'évaluation de la mémoire épisodique. En effet, le questionnaire de mémoire auto-rapportée (QAM) utilisé interroge sur

des aspects à la fois sémantique et épisodique de la mémoire que nous n'avons pas départagés. De même, le test de mémoire épisodique créé (voir Annexe I) comporte très peu d'items et ne permet donc certainement pas de donner un indicateur fiable du fonctionnement de la mémoire épisodique de ces patients. Il nous apparaît donc crucial de développer des tests évaluant la mémoire épisodique en condition écologique et sur ses aspects multidimensionnels avec un nombre important d'items. Un tel test est actuellement en cours de développement par le groupe de réflexion sur les évaluations cognitives.

B. Mises en perspective

B.1. Implications des résultats pour le modèle de Gomez et collaborateurs

Ce travail de thèse a évalué et développé le modèle original de Gomez et collaborateurs. L'analyse de la littérature sur des modèles neurophysiologiques récents a permis de proposer des mécanismes plus à même de rendre compte d'un fonctionnement de la mémoire épisodique basé sur le processus de mise à jour égocentrée, que le recours à un processus de transfert basé sur une représentation allocentrée. Ainsi, la mémorisation du lien entre une position encodée par les cellules de lieu et une orientation encodée par une cellule de direction de la tête, proposée par Hasselmo (2012) pour permettre la re-crétion ultérieure d'une trajectoire spatiotemporelle, serait un mécanisme pertinent pour le modèle de Gomez et collaborateurs (cf. Figure 30). L'activation de l'orientation permettant la re-crétion du point de vue égocentré, il suffit que son activation en fonction d'une position s'effectue d'une manière fluente ce qui est possible grâce à la mémorisation opérée à l'encodage. De même, ce processus proposé par Hasselmo (2012) permet également de créer un point de vue artificiel sur un espace en passant par une orientation de la tête non mémorisée. Cette nouvelle formalisation de l'hypothèse de Gomez et collaborateurs permet de s'affranchir de la présence de représentations symboliques abstraites allocentrées en faisant reposer la mémoire épisodique sur un réseau de traitement impliquant les mêmes zones cérébrales lors de l'encodage et de la récupération. De même, dans ce réseau, le phénomène de mémoire peut être cherché dans la dynamique de son fonctionnement, ce qui permet des phénomènes procéduraux pouvant donner lieu à des attributions.

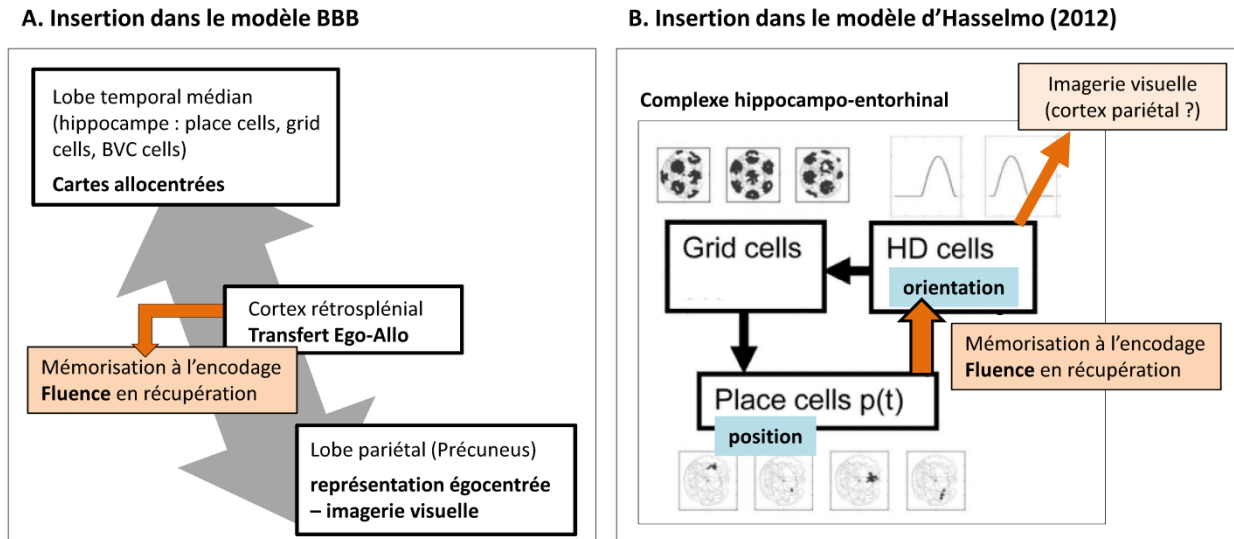


Figure 30 : modélisation de la proposition de Gomez et collaborateurs, s'insérant dans A. le modèle BBB, et B. le modèle d'Hasselmo. Les éléments de couleur orange représentent les ajouts de Gomez et collaborateurs. **A.** Dans le modèle BBB, il s'agit d'introduire un mécanisme de mémorisation permettant une fluence dans le processus de transfert Allo-Ego. **B.** Dans le modèle d'Hasselmo, le mécanisme de mémorisation est déjà présent, la proposition de Gomez et collaborateurs souligne alors la possibilité de phénomènes fluents puis de l'accès à une imagerie visuelle.

Les résultats expérimentaux obtenus dans ce travail de thèse confortent le modèle de Gomez et collaborateurs. Ils apportent des résultats à l'appui de l'hypothèse de la fluence de la mise à jour égocentrée comme origine du sentiment de conscience autoconsciente. Les études sur la fluence ont également caractérisé les conditions d'apparition de cette fluence dans le cas d'un processus de reconstruction à l'œuvre, cette fluence semblant ne pas opérer si une reconnaissance sur la base d'un appariement perceptif peut être effectuée. Dans ce dernier cas, d'autres phénomènes de fluence basés sur des processus différents (e.g., la dextérité perceptive) pourraient être à l'œuvre. De même, les études sur l'effet d'interférence de la mise à jour égocentrée sur la mémoire épisodique ont montré que la mémoire épisodique repose sur des processus égocentrés (étude 8) et de mise à jour égocentrée (étude 9). De plus, elles soulignent que c'est bien le processus de mise à jour égocentrée en ligne automatique et irrépressible qui influence la mémoire épisodique. Ceci suggère que la mémoire épisodique est incarnée dans le sentiment constant et automatique d'être présent dans un espace donné et de savoir constamment où l'on se situe dans l'environnement. Cette présence à l'environnement semble se constituer plutôt par rapport à des objets saillants et stables de l'environnement comme les relations aux objets du dispositif expérimental ne semblaient pas être mises à jour automatiquement dans l'étude 7. Ainsi, la reconstruction de cette sensation d'« être » dans un lieu simulé lors de la remémoration permettrait de donner le sentiment de

soi sur la scène entraînant l'émergence du sentiment de voyage mental dans le temps. Nos résultats ont donc fourni des arguments à l'appui du modèle de Gomez et collaborateurs en indiquant que l'étude de la mise à jour égocentrée est une piste fiable et originale pour comprendre le fonctionnement de la mémoire épisodique.

B.2. Une approche incarnée de la mémoire ?

Une approche de la cognition appelée « grounded »¹³ cognition propose un cadre de travail original pour comprendre le fonctionnement de la cognition dans son ensemble. Il se démarque des théories classiques de la cognition qui proposent que la cognition (et particulièrement les fonctions cognitives de haut niveau du type langage, pensée, raisonnement, mémoire etc.) soit sous-tendue par des représentations symboliques amodales, existant indépendamment des systèmes dédiés à la perception et à l'action. La grounded cognition propose quant à elle que l'environnement, la situation, le corps et des simulations dans les aires modales (i.e., aires dédiées à la perception et à l'action) sous-tendent la cognition dans son ensemble (Barsalou, 1999, 2008, 2010). Dans cette conception, les représentations internes sont donc situées dans l'espace et le temps et incarnées dans l'expérience corporelle. Le concept de simulation modale est primordial dans cette approche. Il postule que les opérations cognitives résultent de l'activation spontanée d'aires cérébrales sensorimotrices, ces simulations étant alors nécessairement influencées par l'état actuel du cerveau en fonction des actions et perceptions effectives dans le contexte présent. Concernant la mémoire épisodique, les théories dites de la grounded cognition s'opposent à l'existence d'engrammes déconnectées des caractéristiques sensorimotrices expérimentées à l'encodage (e.g., Tulving, 1985). À l'inverse, plusieurs auteurs (Conway, 2002; Rubin, 2006; Versace et al., 2014) proposent l'existence de traces mnésiques multimodales comprenant de nombreux composants de type visuels, émotionnels, spatiaux, linguistiques, etc. La récupération épisodique consiste alors à simuler ces différents composants ensemble ou plus largement à simuler les opérations effectuées à l'encodage (Kent & Lamberts, 2008). Par exemple, la remémoration d'un stimulus visuel consistera en la réactivation des aires visuelles activées lors de sa présentation à l'apprentissage. De même, la présentation du mot mouton activera par simulation les aires sensorimotrices activées lors d'expériences précédentes avec cet animal, pouvant entraîner le rappel d'une expérience particulière. L'imagerie mentale,

¹³ Ce mot est difficilement transposable en français, certains auteurs parlent de cognition incarnée. Cependant cette appellation renvoie essentiellement à l'aspect incarné dans l'expérience corporelle de la cognition sans prise en compte de son caractère situé.

l'imagination et la projection dans le futur reposeraient également sur une simulation sensorimotrice, probablement grâce à la recombinaison de perceptions issues de moments vécus (Schacter & Addis, 2007; Schacter, Addis, & Buckner, 2008). Les phénomènes de fluence s'inscrivent également dans ce cadre où ils sont envisagés sous l'angle des simulations. Par exemple, on suppose que n'importe quelle perception peut entraîner des simulations, qui à leurs tours, vont pouvoir booster la perception. La perception d'un stimulus déjà rencontré auparavant entraînera donc la simulation perceptive de l'expérience antérieure, cela va faciliter et accélérer le traitement perceptif du stimulus (Barsalou, 2008). Enfin, concernant le traitement de l'espace, le système ne stockerait pas de cartes cognitives décontextualisées des actions et des perceptions effectuées dans l'environnement mémorisées, mais à l'inverse, il serait ancré dans l'expérience sensorimotrice issue de son exploration (Hesslow, 2012). L'ensemble de ces propositions s'accorde complètement avec la conception de la mémoire épisodique et du traitement de l'espace que nous défendons. En effet, nous proposons que la mémoire épisodique soit foncièrement ancrée dans l'expérience égocentrée expérimentée lors de la mémorisation et particulièrement sur l'expérience corporelle qui donne un sens interne de sa position dans l'environnement. De même, selon notre conception, la récupération s'effectue sur les mêmes réseaux qu'à la mémorisation, via la simulation/re-création des expériences sensorimotrices initiales. Enfin, notre conception de la mémoire épisodique est foncièrement située puisque la conception attributive de la mémoire basée sur une fluence des processus montre bien que le sentiment de mémoire est dépendant des caractéristiques de la situation présente¹⁴.

Concernant la distinction entre imagination et récupération épisodique (ou autrement dit l'origine du sentiment de conscience épisodique) qui a sous-tendu cette thèse, peu de mécanismes sont proposés. En effet, dans cette vision de la cognition, ces deux fonctions cognitives reposent sur le même processus de simulation sensorimotrice et vont donc globalement partager les mêmes réseaux. Il est proposé que la reviviscence soit accompagnée d'activations sensorimotrices plus importantes comme les souvenirs seraient directement mémorisés au niveau des aires sensorimotrices (Schacter & Slotnick, 2004). Par exemple, lors d'une tâche de reconnaissance de stimuli visuels, les reconnaissances correctes entraînent davantage d'activations des aires visuelles que les fausses reconnaissances (Slotnick & Schacter, 2004). Cependant, ce résultat concerne la dissociation entre vrai et fausse

¹⁴ Parmi les modélisations attributionnelles de la mémoire, le modèle SCAPE par exemple, même s'il est peu voir pas cité par les tenants de la grounded cognition, pourrait pourtant être envisagé comme tel puisqu'il propose clairement que la cognition dans son ensemble soit une interaction entre des états mentaux incarnés dans les expériences préalables et la situation présente.

reconnaissance ce qui n'est pas directement pertinent pour notre problématique puisqu'un sentiment de conscience auto-noétique peut accompagner les deux types de reconnaissances (ce point a été discuté en détail dans ce manuscrit, voir Chapitre 2, section A). Il a également été proposé que le lobe frontal serait impliquait dans le contrôle cognitif de la reviviscence (Badre & Wagner, 2007) ce qui permettrait de la dissocier de l'imagination (Hesslow, 2012) mais sans que les mécanismes sous-tendant cette dissociation soient explicités. Notre modèle propose une solution via la prise en compte des caractéristiques procédurales de la simulation, et non uniquement des résultantes de celle-ci. En effet, la simulation d'un événement vécu consistant seulement à ré-instancier un état déjà expérimenté, cette ré-instanciation devrait s'effectuer d'une manière plus fluente que la simulation d'un nouvel état comme c'est le cas dans l'imagination. De plus, la mise à jour égocentrée donnant un sentiment d'existence dans un environnement donné, sa ré-instanciation est nécessaire pour que l'on ait le sentiment d'exister dans l'espace simulé, et donc pour que le sentiment de conscience auto-noétique s'instaure. La prise en compte de l'information de mise à jour égocentrée pourrait donc fournir la composante de soi présente dans la reviviscence épisodique. Nous proposons donc que la distinction imagination-reviviscence nécessite conjointement (1) la prise en compte des caractéristiques procédurales de la simulation et (2) que cette simulation implique également un processus de mise à jour égocentrée.

B.3. De l'intérêt et des limites de se centrer sur l'épisodicité

Cette thèse s'est concentrée sur l'aspect phénoménologique du souvenir, autrement dit sur ce qui fait son épisodicité. La revue de la littérature nous a permis de mettre en évidence que l'épisodicité du souvenir est cruciale pour la caractérisation de la mémoire épisodique car elle permet au souvenir épisodique de se distinguer à la fois d'un rappel autobiographique sémantisé et d'une projection de soi imaginaire (évitant ainsi les confabulations). L'hypothèse que nous défendons est qu'une fluence dans le processus de re-création du souvenir serait à la base de l'épisodicité du souvenir. Cette re-création se baserait sur/ou comprendrait un processus de mise à jour égocentrée qui permettrait de ré-instancier un sentiment de soi dans l'espace mental reconstruit. Autrement dit, c'est la fluence dans l'instanciation de cette sensation d'exister et d'être situé dans un espace non-présent qui serait responsable du sentiment de conscience auto-noétique. Dans cette thèse, nous avons apporté plusieurs arguments comportementaux en faveur de cette proposition. Ainsi, biaiser le processus de mise à jour en le rendant artificiellement plus fluent permet d'augmenter les réponses R dans une tâche de reconnaissance impliquant de la reconstruction. De même, réaliser une mise à

jour égocentrée dans l'environnement réel ralentit la réalisation du souvenir épisodique lors d'une tâche de rappel de source. Ces résultats mettent clairement en évidence un lien causal entre la remémoration épisodique et la mise à jour égocentrée, lien qui ne s'explique pas dans les modèles classiques liant mémoire épisodique et traitement spatial (i.e., BBB et MTT).

On notera que, dans l'ensemble de nos études, nous n'avons jamais mis en évidence d'effet sur le nombre de rappels ou de reconnaissances corrects. Ainsi, la mise à jour égocentrée semble bien avoir un effet sur la vitesse de re-crédation du souvenir et sur la phénoménologie associée mais elle ne semble pas avoir d'influence sur le contenu de l'épisode remémoré, ni le fait de réussir à recréer ou non l'épisode. Nous ne pouvons pas exclure que d'autres manipulations du processus de mise à jour égocentrée puissent avoir également un effet sur le nombre de rappels et de reconnaissances correctes (Gomez, Rousset, & Baciú, 2009). Cependant, nos résultats indiquent que c'est la phénoménologie du souvenir qui est la plus sensible à ces manipulations. Ainsi, on peut supposer, en accord avec notre modèle théorique, que le processus de mise à jour égocentrée est crucial pour la phénoménologie du souvenir et non pour son contenu. Tout ce qui relève des composantes « quoi », « où », « quand » de l'épisode serait régi par des processus spécifiques ne relevant pas de la mise à jour égocentrée. La prise en charge des composantes type « quoi », par exemple, pourraient s'instaurer dans le néocortex (Nadel & Moscovitch, 1998) et les aires sensorimotrices (Rubin, 2005; Versace et al., 2014). De même, l'hippocampe pourrait prendre en charge les composantes « où » (O'Keefe & Nadel, 1978) et « quand » de l'épisode. Des cellules dites « de temps » ont été mises en évidence récemment dans l'hippocampe (Eichenbaum, 2013; MacDonald, Lepage, Eden, & Eichenbaum, 2011). L'hippocampe serait ainsi à même, par les spécificités d'activation de ses différentes cellules quant au temps ou à la position spatiale (Kraus, Robinson II, White, Eichenbaum, & Hasselmo, 2013), de fournir le contenu spatiotemporel de l'épisode. Ainsi, ces différentes zones pourraient permettre de recréer le contenu plurimodal et incarné de l'épisode. Cependant, ce contenu n'est pas suffisant en soi pour définir le fonctionnement de la mémoire épisodique puisqu'il est tout à fait possible d'imaginer des scénarios complexes avec des composantes spatiotemporelles riches, relevant également de l'hippocampe (Hassabis, Kumaran, & Maguire, 2007). Dans ce cadre, il est primordial qu'un sentiment d'épisodicité « accompagne » l'évènement (re)créé pour lui attribuer le statut d'évènement passé.

Afin d'élargir notre modèle, il pourrait être intéressant d'envisager la façon dont le sentiment de mémoire et le contenu de l'épisode interagissent lors de la récupération. De même, notre modèle envisage la mémoire épisodique uniquement en tant qu'expérience

mentale spécifique, la mémoire épisodique se définissant donc uniquement par les propriétés particulières de la phénoménologie de la reviviscence. Cependant, il serait nécessaire d'évaluer si la mise à jour égocentrée peut jouer un rôle également lors de la mémorisation du contenu et si oui lequel. Une expérience récente (Bergouignan, Nyberg, & Ehrsson, 2014) a ainsi montré que des participants vivant une expérience de sortie du corps mémorisaient moins bien que lorsqu'ils avaient des perceptions ancrées dans leur position réelle dans l'espace. Les événements mémorisés étaient moins restitués et d'une manière moins vivace perceptivement lorsqu'ils avaient été encodés durant une expérience de sortie du corps. Les auteurs suggèrent que la perception d'intégration de soi dans son propre corps et dans l'espace serait un composant primordial de la mémoire épisodique qui permettrait le liage des différents éléments constitutifs de l'épisode. La perception d'intégration de son corps dans l'espace est dérivée du processus de mise à jour égocentrée. Ainsi, selon nous, la mise à jour égocentrée est ce qui permet de donner une cohérence et une unité aux différents éléments mémorisés en les incluant dans un seul et même cadre de référence qui serait le soi égocentré et situé. Pour tester cela, il faudrait aller plus loin qu'en montrant un effet de la mise à jour égocentrée à l'encodage sur le nombre de rappels et de reconnaissances. Un moyen simple de tester cet effet serait de maximiser une mise à jour égocentrée en ligne et automatique lors de l'encodage d'éléments variés, sans aucun lien sémantique ou autre entre eux. Si la mise à jour égocentrée permet d'assurer une unité à l'épisode, on devrait alors obtenir de meilleures performances en binding pour les éléments mémorisés lors d'une mise à jour égocentrée. De même, lors de l'apprentissage de paires d'éléments non-reliés, la présence d'une mise à jour égocentrée devrait faciliter le rappel ultérieur d'un élément à partir de l'autre élément de la paire comme indice.

Pour conclure, alors que la plupart des applications des recherches sur la mémoire épisodique vont concerner les apprentissages et l'oubli, on peut se demander pourquoi travailler sur le sentiment de mémoire et sur l'épisodicité. Par exemple, une des premières questions que l'on me pose, lorsque j'indique faire une thèse sur la mémoire, porte sur des astuces que j'aurais pour ne plus oublier ou pour réussir à récupérer des informations apprises plus facilement, lors de partiels par exemple. Dans ce cadre, les manipulations expérimentales mises en œuvre dans cette thèse n'aident apparemment pas puisqu'elles concernent le ressenti de mémoire indépendamment de sa véracité. Cependant, est-ce que cela rend moins primordial le fait de travailler sur le sentiment de mémoire en tant que tel ? Comme le soulignent Jacoby et collaborateurs (1989, p.416) "The subjective experience of remembering, like sadness or joy, is a feeling that can exist somewhat independently of the objective

reality.” Ainsi, c’est uniquement ce sentiment de mémoire qui donne au contenu recréé une réalité passée avérée. Ceci est de première importance puisque lorsque nous accédons à un état mental que nous qualifions de souvenirs, celui-ci va pouvoir influencer notre vision de notre passé avec des répercussions sur notre identité personnelle et notre appréhension du présent et du futur. D’ailleurs les plaintes sur des inductions de faux souvenirs (Loftus, Feldman, & Dashiell, 1995) dans le cadre de psychothérapies et ses conséquences sur les familles (par exemple dans le cadre de faux souvenirs induits de maltraitance ou d’abus sexuels) mettent clairement en évidence l’importance et les enjeux autour de la compréhension du sentiment de mémoire en tant que tel, indépendamment de la véracité du contenu. À l’inverse, l’absence de sentiment de mémoire dont sont atteints les patients amnésiques hippocampolésés a des répercussions sur le sentiment d’identité personnelle et la capacité à se projeter ailleurs que dans le présent, répercussions loin d’être futiles.

Bibliographie

- Abrahams, S., Pickering, A. D., Polkey, C. E., & Morris, R. G. (1997). Spatial memory deficits in patients with unilateral damage to the right hippocampal formation. *Neuropsychologia*, 35, 11-24.
- Adam, S., Van der Linden, M., Ivanoiu, A., Juillerat, A. C., Bechet, S., & Salmon, E. (2007). Optimization of encoding specificity for the diagnosis of early AD: The RI-48 task. *Journal of clinical and experimental neuropsychology*, 29(5), 477-487.
- Aguirre, G. K., & D'Esposito, M. (1999). Topographical disorientation: a synthesis and taxonomy. *Brain*, 122(9), 1613-1628.
- Andelman, F., Hoofien, D., Goldberg, I., Aizenstein, O., & Neufeld, M. Y. (2010). Bilateral hippocampal lesion and a selective impairment of the ability for mental time travel. *Neurocase*, 16(5), 426-435.
- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Bradley, D. C., & Xing, J. (1997). Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annual review of neuroscience*, 20(1), 303-330.
- Anderson, M. I., & Jeffery, K. J. (2003). Heterogeneous modulation of place cell firing by changes in context. *The Journal of Neuroscience*, 23(26), 8827-8835.
- Ansons, T. L., & Leboe, J. P. (2011). The Constructive Nature of Recollection. In P. Higham & J. P. Leboe (Eds.), *Constructions of remembering and metacognition: Essays in honor of Bruce Whittlesea* (pp. 65-78). London, UK: Palgrave MacMillan.
- Astur, R. S., Taylor, L. B., Mamelak, A. N., Philpott, L., & Sutherland, R. J. (2002). Humans with hippocampus damage display severe spatial memory impairments in a virtual Morris water task. *Behavioural brain research*, 132(1), 77-84.
- Atkinson, R. C., & Juola, J. F. (1973). Factors influencing speed and accuracy of word recognition. *Attention and performance IV*, 583-612.
- Atkinson, R. C., & Juola, J. F. (1974). Search and decision processes in recognition memory. In D. H. Krantz, R. C. Atkinson, R. D. Luce & P. Suppes (Eds.), *Contemporary developments in mathematical psychology: Vol 1. Learning, memory and thinking* (pp. 243-293). San Francisco: Freeman.
- Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. *Psychology of Learning and Motivation*, 2, 89-195.
- Attree, E. A., Brooks, B. M., Rose, F. D., Andrews, T. K., Leadbetter, A. G., & Clifford, B. R. (1996). *Memory processes and virtual environments: I can't remember what was there, but I can remember how I got there. Implications for people with disabilities*. Paper presented at the ECDVRAT: 1st European Conference on Disability, Virtual Reality and Associated Technologies. Reading, UK.
- Avraamides, M. N., Ioannidou, L. M., & Kyranidou, M. N. (2007). Locating targets from imagined perspectives: comparing labelling with pointing responses. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 60(12), 1660-1679.
- Avraamides, M. N., & Kelly, J. W. (2008). Multiple systems of spatial memory and action. *Cognitive processing*, 9(2), 93-106.
- Badre, D., & Wagner, A. D. (2007). Left ventrolateral prefrontal cortex and the cognitive control of memory. *Neuropsychologia*, 45(13), 2883-2901.
- Bakker, N. H., Werkhoven, P. J., & Passenier, P. O. (1999). The effects of proprioceptive and visual feedback on geographical orientation in virtual environments. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, 8(1), 36-53.

- Bakker, N. H., Werkhoven, P. J., & Passenier, P. O. (2001). Calibrating visual path integration in VEs. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, 10(2), 216-224.
- Banta Lavenex, P., Lecci, S., Prêtre, V., Brandner, C., Mazza, C., Pasquier, J., et al. (2011). As the world turns: short-term human spatial memory in egocentric and allocentric coordinates. *Behavioural brain research*, 219, 132-141.
- Banta Lavenex, P., Colombo, F., Ribordy Lambert, F., & Lavenex, P. (2014). The human hippocampus beyond the cognitive map: evidence from a densely amnesic patient. *Frontiers in human neuroscience*, 8, 711.
- Barnes, J., Bartlett, J. W., van de Pol, L. A., Loy, C. T., Scahill, R. I., Frost, C., et al. (2009). A meta-analysis of hippocampal atrophy rates in Alzheimer's disease. *Neurobiology of aging*, 30(11), 1711-1723.
- Barry, C., & Burgess, N. (2014). Neural Mechanisms of Self-Location. *Current Biology*, 24(8), R330-R339.
- Barry, C., Lever, C., Hayman, R., Hartley, T., Burton, S., O'Keefe, J., et al. (2006). The boundary vector cell model of place cell firing and spatial memory. *Reviews in the Neurosciences*, 17(1-2), 71-98.
- Barsalou, L. W. (1999). Perceptual symbol systems. *Behavioral and Brain Sciences*, 22, 577-609; discussion 610-660.
- Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annual Review of Psychology*, 59, 617-645.
- Barsalou, L. W. (2010). Grounded Cognition: Past, Present, and Future. *Topics in cognitive science*, 2, 716-724.
- Bartlett, F. C. (1932). *Remembering: A study in experimental and social psychology*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Bell, B. D. (2012). Route learning impairment in temporal lobe epilepsy. *Epilepsy & Behavior*, 25(2), 256-262.
- Bellassen, V., Iglöi, K., De Souza, L. C., Dubois, B., & Rondi-Reig, L. (2012). Temporal order memory assessed during spatiotemporal navigation as a behavioral cognitive marker for differential Alzheimer's disease diagnosis. *The Journal of Neuroscience*, 32(6), 1942-1952.
- Bergouignan, L., Nyberg, L., & Ehrsson, H. H. (2014). Out-of-body-induced hippocampal amnesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(12), 4421-4426.
- Berthoz, A. (1991). Reference frames for the perception and control of movement. In J. Paillard (Ed.), *Brain and Space* (Vol. xi, pp. 81-111). New York, US: Oxford University Press.
- Bird, C. M., Bisby, J., & Burgess, N. (2012). The hippocampus and spatial constraints on mental imagery. *Frontiers in human neuroscience*, 6, Article 142.
- Bird, C. M., & Burgess, N. (2008). The hippocampus and memory: insights from spatial processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(3), 182-194.
- Bird, C. M., Chan, D., Hartley, T., Pijnenburg, Y. A., Rossor, M. N., & Burgess, N. (2010). Topographical short-term memory differentiates Alzheimer's disease from frontotemporal lobar degeneration. *Hippocampus*, 20(10), 1154-1169.
- Blumenfeld, R. S., & Ranganath, C. (2007). Prefrontal cortex and long-term memory encoding: an integrative review of findings from neuropsychology and neuroimaging. *The Neuroscientist*, 13(3), 280-291.
- Bodner, G. E., & Lindsay, D. S. (2003). Remembering and knowing in context. *Journal of Memory and Language*, 48(3), 563-580.
- Bohbot, V. D., Kalina, M., Stepankova, K., Spackova, N., Petrides, M., & Nadel, L. (1998). Spatial memory deficits in patients with lesions to the right hippocampus and to the right parahippocampal cortex. *Neuropsychologia*, 36(11), 1217-1238.

- Bostock, E., Muller, R. U., & Kubie, J. L. (1991). Experience-dependent modifications of hippocampal place cell firing. *Hippocampus*, 1(2), 193-205.
- Braak, H., & Braak, E. (1995). Staging of Alzheimer's disease-related neurofibrillary changes. *Neurobiology of aging*, 16(3), 271-278.
- Brooks, B. M. (1999). The specificity of memory enhancement during interaction with a virtual environment. *Memory*, 7(1), 65-78.
- Brown, A. A., & Bodner, G. E. (2011). Re-examining dissociations between remembering and knowing: Binary judgments vs. independent ratings. *Journal of Memory and Language*, 65(2), 98-108.
- Brun, V. H., Solstad, T., Kjelstrup, K. B., Fyhn, M., Witter, M. P., Moser, E. I., et al. (2008). Progressive increase in grid scale from dorsal to ventral medial entorhinal cortex. *Hippocampus*, 18(12), 1200-1212.
- Buckner, R. L., & Carroll, D. C. (2007). Self-projection and the brain. *Trends in cognitive sciences*, 11(2), 49-57.
- Burgess, N. (2006). Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends in cognitive sciences*, 10(12), 551-557.
- Burgess, N. (2008a). Grid cells and theta as oscillatory interference: theory and predictions. *Hippocampus*, 18(12), 1157-1174.
- Burgess, N. (2008b). Spatial cognition and the brain. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1124(1), 77-97.
- Burgess, N., Barry, C., & O'Keefe, J. (2007). An oscillatory interference model of grid cell firing. *Hippocampus*, 17(9), 801-812.
- Burgess, N., Becker, S., King, J. A., & O'Keefe, J. (2001). Memory for events and their spatial context: models and experiments. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1413), 1493-1503.
- Burgess, N., Maguire, E. A., & O'Keefe, J. (2002). The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron*, 35(4), 625-641.
- Burgess, N., Maguire, E. A., Spiers, H. J., & O'Keefe, J. (2001). A temporoparietal and prefrontal network for retrieving the spatial context of lifelike events. *Neuroimage*, 14(2), 439-453.
- Burgess, N., & O'Keefe, J. (2011). Models of place and grid cell firing and theta rhythmicity. *Current opinion in neurobiology*, 21(5), 734-744.
- Burgess, N., Spiers, H. J., & Paleologou, E. (2004). Orientational manoeuvres in the dark: dissociating allocentric and egocentric influences on spatial memory. *Cognition*, 94(2), 149-166.
- Buzsáki, G. (2002). Theta oscillations in the hippocampus. *Neuron*, 33(3), 325-340.
- Buzsáki, G. (2005). Theta rhythm of navigation: link between path integration and landmark navigation, episodic and semantic memory. *Hippocampus*, 15(7), 827-840.
- Buzsáki, G., & Moser, E. I. (2013). Memory, navigation and theta rhythm in the hippocampal-entorhinal system. *Nature neuroscience*, 16(2), 130-138.
- Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. *Psychological review*, 114(2), 340-375.
- Calton, J. L., & Taube, J. S. (2009). Where am I and how will I get there from here? A role for posterior parietal cortex in the integration of spatial information and route planning. *Neurobiology of learning and memory*, 91(2), 186-196.
- Cardebat, D., Doyon, B., Puel, M., Goulet, P., & Joannette, Y. (1990). Evaluation lexicale formelle et sémantique chez des sujets normaux. Performances et dynamique de production en fonction du sexe, de l'âge et du niveau. *Acta Neurologica Belgica*, 90, 207-217.

- Carr, M. F., Jadhav, S. P., & Frank, L. M. (2011). Hippocampal replay in the awake state: a potential substrate for memory consolidation and retrieval. *Nature neuroscience*, 14(2), 147-153.
- Cavanna, A. E., & Trimble, M. R. (2006). The precuneus: a review of its functional anatomy and behavioural correlates. *Brain*, 129(3), 564-583.
- Chance, S., Gaunet, F., Beall, A., & Loomis, J. (1998). Locomotion mode affects the updating of objects encountered during travel: The contribution of vestibular and proprioceptive inputs to path integration. *Presence*, 7(2), 168-178.
- Chen, G., King, J. A., Burgess, N., & O'Keefe, J. (2013). How vision and movement combine in the hippocampal place code. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(1), 378-383.
- Chen, L. L., Lin, L. H., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (1993). Head-direction cells in the rat posterior cortex. II. Contributions of visual and ideothetic information to the directional firing. *Experimental brain research*, 101(1), 24-34.
- Cherrier, M. M., Mendez, M., & Perryman, K. (2001). Route learning performance in Alzheimer disease patients. *Cognitive and Behavioral Neurology*, 14(3), 159-168.
- Chrastil, E. R. (2013). Neural evidence supports a novel framework for spatial navigation. *Psychonomic Bulletin & Review*, 20(2), 208-227.
- Chrastil, E. R., & Warren, W. H. (2012). Active and passive contributions to spatial learning. *Psychonomic Bulletin & Review*, 19(1), 1-23.
- Christou, C. G., & Bühlhoff, H. H. (1999). View dependence in scene recognition after active learning. *Memory & Cognition*, 27(6), 996-1007.
- Churchland, M. M., Byron, M. Y., Ryu, S. I., Santhanam, G., & Shenoy, K. V. (2006). Neural variability in premotor cortex provides a signature of motor preparation. *The Journal of neuroscience*, 26(14), 3697-3712.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395(6699), 272-274.
- Clayton, N. S., Griffiths, D. P., Emery, N. J., & Dickinson, A. (2001). Elements of episodic-like memory in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356, 1483-1491.
- Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annual review of neuroscience*, 22(1), 319-349.
- Collins, A. M., & Quillian, M. R. (1969). Retrieval time from semantic memory. *Journal of verbal learning and verbal behavior*, 8(2), 240-247.
- Conklin, J., & Eliasmith, C. (2005). A controlled attractor network model of path integration in the rat. *Journal of computational neuroscience*, 18(2), 183-203.
- Conway, M. A. (1990). *Autobiographical memory: An introduction*. Open University Press.
- Conway, M. A. (2002). Sensory-perceptual episodic memory and its context: autobiographical memory. In A. Baddeley, J. P. Aggleton & M. A. Conway (Eds.), *Episodic Memory: New directions in research* (pp. 53-70). Oxford: Oxford University Press.
- Conway, M. A., & Pleydell-Pearce, C. W. (2000). The construction of autobiographical memories in the self-memory system. *Psychological review*, 107(2), 261-288.
- Conway, M. A., Singer, J. A., & Tagini, A. (2004). The self and autobiographical memory: Correspondence and coherence. *Social Cognition*, 22(5), 491-529.
- Crawley, S., E., & French, C. C. (2005). Field and observer viewpoint in remember-know memories of personal childhood events. *Memory*, 13(7), 673-681.
- Cushman, L. A., Stein, K., & Duffy, C. J. (2008). Detecting navigational deficits in cognitive aging and Alzheimer disease using virtual reality. *Neurology*, 71(12), 888-895.

- D'Argembeau, A., & Van der Linden, M. (2004). Phenomenal characteristics associated with projecting oneself back into the past and forward into the future: Influence of valence and temporal distance. *Consciousness and cognition*, 13(4), 844-858.
- D'Argembeau, A., & Van der Linden, M. (2006). Individual differences in the phenomenology of mental time travel: The effect of vivid visual imagery and emotion regulation strategies. *Consciousness and cognition*, 15(2), 342-350.
- Damasio, A. R. (1989). Time-locked multiregional retroactivation: A systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition. *Cognition*, 33(1), 25-62.
- Davidson, T. J., Kloosterman, F., & Wilson, M. A. (2009). Hippocampal replay of extended experience. *Neuron*, 63(4), 497-507.
- de Vega, M., & Rodrigo, M. J. (2001). Updating spatial layouts mediated by pointing and labelling under physical and imaginary rotation. *European Journal of Cognitive Psychology*, 13(3), 369-393.
- Delacourte, A., David, J. P., Sergeant, N., Buee, L., Wattez, A., Vermersch, P., et al. (1999). The biochemical pathway of neurofibrillary degeneration in aging and Alzheimer's disease. *Neurology*, 52(6), 1158-1165.
- Delpoyi, A. R., Rankin, K. P., Mucke, L., Miller, B. L., & Gorno-Tempini, M. L. (2007). Spatial cognition and the human navigation network in AD and MCI. *Neurology*, 69(10), 986-997.
- Desrocher, M., & Smith, M. L. (1998). Relative preservation of egocentric but not allocentric spatial memory in aging. *Brain and cognition*, 37(1), 91-93.
- Diwadkar, V. A., & McNamara, T. P. (1997). Viewpoint dependence in scene recognition. *Psychological Science*, 8(4), 302-307.
- Donaldson, W. (1996). The role of decision processes in remembering and knowing. *Memory & Cognition*, 24(4), 523-533.
- Dragoi, G., & Buzsáki, G. (2006). Temporal encoding of place sequences by hippocampal cell assemblies. *Neuron*, 50(1), 145-157.
- Dubois, B., Feldman, H. H., Jacova, C., DeKosky, S. T., Barberger-Gateau, P., Cummings, J., et al. (2007). Research criteria for the diagnosis of Alzheimer's disease: revising the NINCDS-ADRDA criteria. *The Lancet Neurology*, 6(8), 734-746.
- Dunn, J. C. (2004). Remember-know: a matter of confidence. *Psychological review*, 111(2), 524-542.
- Easton, R. D., & Sholl, M. J. (1995). Object-array structure, frames of reference, and retrieval of spatial knowledge. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 21(2), 483.
- Eichenbaum, H. (2013). Memory on time. *Trends in cognitive sciences*, 17(2), 81-88.
- Eichenbaum, H., Dudchenko, P., Wood, E., Shapiro, M., & Tanila, H. (1999). The Hippocampus, Memory, and Place Cells: Is It Spatial Memory or a Memory Space? *Neuron*, 23(2), 209-226.
- Etienne, A. S. (1992). Navigation of a small mammal by dead reckoning and local cues. *Current Directions in Psychological Science*, 1(2), 48-52.
- Etienne, A. S., & Jeffery, K. J. (2004). Path integration in mammals. *Hippocampus*, 14(2), 180-192.
- Farah, M. J., Hammond, K. M., Levine, D. N., & Calvanio, R. (1988). Visual and spatial mental imagery: Dissociable systems of representation. *Cognitive Psychology*, 20(4), 439-462.
- Farrell, M. J., & Robertson, I. H. (1998). Mental rotation and the automatic updating of body-centered spatial relationships. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 24(1), 227-232.

- Farrell, M. J., & Robertson, I. H. (2000). The automatic updating of egocentric spatial relationships and its impairment due to right posterior cortical lesions. *Neuropsychologia*, 38(5), 585-595.
- Feigenbaum, J. D., & Morris, R. G. (2004). Allocentric versus egocentric spatial memory after unilateral temporal lobectomy in humans. *Neuropsychology*, 18(3), 462-472.
- Ferbinteanu, J., & Shapiro, M. L. (2003). Prospective and retrospective memory coding in the hippocampus. *Neuron*, 40(6), 1227-1239.
- Folstein, M. F., Folstein, S. E., & McHugh, P. R. (1975). "Mini-mental state": a practical method for grading the cognitive state of patients for the clinician. *Journal of psychiatric research*, 12(3), 189-198.
- Foster, D. J., & Wilson, M. A. (2006). Reverse replay of behavioural sequences in hippocampal place cells during the awake state. *Nature*, 440(7084), 680-683.
- Fox, N. C., Warrington, E. K., Freeborough, P. A., Hartikainen, P., Kennedy, A. M., Stevens, J. M., et al. (1996). Presymptomatic hippocampal atrophy in Alzheimer's disease A longitudinal MRI study. *Brain*, 119(6), 2001-2007.
- Frank, L. M., Brown, E. N., & Wilson, M. (2000). Trajectory encoding in the hippocampus and entorhinal cortex. *Neuron*, 27(1), 169-178.
- Freton, M., Lemogne, C., Bergouignan, L., Delaveau, P., Lehericy, S., & Fossati, P. (2014). The eye of the self: precuneus volume and visual perspective during autobiographical memory retrieval. *Brain Structure and Function*, 219(3), 959-968.
- Fuhs, M. C., & Touretzky, D. S. (2006). A spin glass model of path integration in rat medial entorhinal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 26(16), 4266-4276.
- Fyhn, M., Molden, S., Witter, M. P., Moser, E. I., & Moser, M.-B. (2004). Spatial representation in the entorhinal cortex. *Science*, 305(5688), 1258-1264.
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Gardiner, J. M. (1988). Functional aspects of recollective experience. *Memory & Cognition*, 16(4), 309-313.
- Gardiner, J. M. (2001). Episodic memory and autonoetic consciousness: a first-person approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1413), 1351-1361.
- Gardiner, J. M., & Java, R. I. (1990). Recollective experience in word and nonword recognition. *Memory & Cognition*, 18(1), 23-30.
- Gardiner, J. M., & Java, R. I. (1991). Forgetting in recognition memory with and without recollective experience. *Memory & Cognition*, 19(6), 617-623.
- Gardiner, J. M., & Java, R. I. (1993). Recognising and remembering. In F. Collins, S. E. Gathercole, M. A. Conway & P. E. Morri (Eds.), *Theories of memory* (pp. 163-188). Hillsdale, NJ, England: Lawrence Erlbaum Associates.
- Gardiner, J. M., & Parkin, A. J. (1990). Attention and recollective experience in recognition memory. *Memory & Cognition*, 18(6), 579-583.
- Gardiner, J. M., Ramponi, C., & Richardson-Klavehn, A. (1998). Experiences of remembering, knowing, and guessing. *Consciousness and cognition*, 7(1), 1-26.
- Gardiner, J. M., Ramponi, C., & Richardson-Klavehn, A. (2002). Recognition memory and decision processes: A meta-analysis of remember, know, and guess responses. *Memory*, 10(2), 83-98.
- Garry, M., Manning, C. G., Loftus, E. F., & Sherman, S. J. (1996). Imagination inflation: Imagining a childhood event inflates confidence that it occurred. *Psychonomic Bulletin & Review*, 3(2), 208-214.
- Gaunet, F., Vidal, M., Kemeny, A., & Berthoz, A. (2001). Active, passive and snapshot exploration in a virtual environment: influence on scene memory, reorientation and path memory. *Cognitive Brain Research*, 11(3), 409-420.

- Ghaëm, O., Mellet, E., Crivello, F., Tzourio-Mazoyer, N., Mazoyer, B., Berthoz, A., et al. (1997). Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus, and insula. *Neuroreport*, 8(3), 739-744.
- Gilboa, A., Winocur, G., Grady, C. L., Hevenor, S. J., & Moscovitch, M. (2004). Remembering our past: functional neuroanatomy of recollection of recent and very remote personal events. *Cerebral Cortex*, 14(11), 1214-1225.
- Godden, D. R., & Baddeley, A. D. (1975). Context-dependent memory in two natural environments: On land and underwater. *British Journal of psychology*, 66(3), 325-331.
- Goff, L. M., & Roediger, H. L. (1998). Imagination inflation for action events: Repeated imaginings lead to illusory recollections. *Memory & Cognition*, 26(1), 20-33.
- Gomez, A. (2011). *Rôle de la mise à jour égocentrée dans la mémoire épisodique*. Université de Grenoble, Grenoble.
- Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S., Le Bas, J.-F., & Baciú, M. (2013). Ongoing egocentric spatial processing during learning of non-spatial information results in temporal-parietal activity during retrieval. *Frontiers in psychology*, 4, 366.
- Gomez, A., Rousset, S., & Baciú, M. (2009). Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. *Acta psychologica*, 132(3), 221-227.
- Gomez, A., Rousset, S., Bonniot, C., Charnallet, A., & Moreaud, O. (2014). Deficits in egocentric-updating and spatial context memory in a case of developmental amnesia. *Neurocase*.
- Gomez, A., Rousset, S., & Charnallet, A. (2012). Spatial deficits in an amnesic patient with hippocampal damage: questioning the multiple trace theory. *Hippocampus*, 22(6), 1313-1324.
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in neurosciences*, 15(1), 20-25.
- Goodrich-Hunsaker, N. J., & Hopkins, R. O. (2010). Spatial memory deficits in a virtual radial arm maze in amnesic participants with hippocampal damage. *Behavioral neuroscience*, 124(3), 405-413.
- Goodrich-Hunsaker, N. J., Livingstone, S. A., Skelton, R. W., & Hopkins, R. O. (2010). Spatial deficits in a virtual water maze in amnesic participants with hippocampal damage. *Hippocampus*, 20(4), 481-491.
- Grant, S. C., & Magee, L. E. (1998). Contributions of proprioception to navigation in virtual environments. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society*, 40(3), 489-497.
- Gupta, A. S., van der Meer, M. A. A., Touretzky, D. S., & Redish, A. D. (2010). Hippocampal replay is not a simple function of experience. *Neuron*, 65(5), 695-705.
- Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, 436(7052), 801-806.
- Harris, K. D., Csicsvari, J., Hirase, H., Dragoi, G., & Buzsáki, G. (2003). Organization of cell assemblies in the hippocampus. *Nature*, 424(6948), 552-556.
- Hartley, T., Bird, C. M., Chan, D., Cipolotti, L., Husain, M., Vargha-Khadem, F., et al. (2007). The hippocampus is required for short-term topographical memory in humans. *Hippocampus*, 17(1), 34-48.
- Hassabis, D., Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2007). Using imagination to understand the neural basis of episodic memory. *The Journal of Neuroscience*, 27(52), 14365-14374.
- Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2007). Deconstructing episodic memory with construction. *Trends in cognitive sciences*, 11(7), 299-306.
- Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2009). The construction system of the brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1521), 1263-1271.

- Hasselmo, M. E. (2007). Arc length coding by interference of theta frequency oscillations may underlie context-dependent hippocampal unit data and episodic memory function. *Learning & Memory*, 14(11), 782-794.
- Hasselmo, M. E. (2008). Grid cell mechanisms and function: contributions of entorhinal persistent spiking and phase resetting. *Hippocampus*, 18(12), 1213-1229.
- Hasselmo, M. E. (2009). A model of episodic memory: mental time travel along encoded trajectories using grid cells. *Neurobiology of learning and memory*, 92(4), 559-573.
- Hasselmo, M. E. (2012). *How we remember: brain mechanisms of episodic memory*. Cambridge, MA: The MIT press.
- Hasselmo, M. E., Giocomo, L. M., Brandon, M. P., & Yoshida, M. (2010). Cellular dynamical mechanisms for encoding the time and place of events along spatiotemporal trajectories in episodic memory. *Behavioural Brain Research*, 215(2), 261-274.
- Hasselmo, M. E., Giocomo, L. M., & Zilli, E. A. (2007). Grid cell firing may arise from interference of theta frequency membrane potential oscillations in single neurons. *Hippocampus*, 17(12), 1252-1271.
- Hayes, A. E., Paul, M. A., Beuger, B., & Tipper, S. P. (2008). Self-produced and observed actions influence emotion: the roles of action fluency and eye gaze. *Psychological research*, 72(4), 461-472.
- Henkel, L. A. (2004). Erroneous memories arising from repeated attempts to remember. *Journal of Memory and Language*, 50(1), 26-46.
- Henkel, L. A., Franklin, N., & Johnson, M. K. (2000). Cross-modal source monitoring confusions between perceived and imagined events. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 26(2), 321-335.
- Hesslow, G. (2012). The current status of the simulation theory of cognition. *Brain research*, 1428, 71-79.
- Higham, P. A., & Vokey, J. R. (2004). Illusory recollection and dual-process models of recognition memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 57(4), 714-744.
- Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Cezayirli, E., Isaac, C. L., Aggleton, J. P., & Roberts, N. (2000). A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in a patient with selective hippocampal damage. *Neuropsychologia*, 38(4), 410-425.
- Hort, J., Laczó, J., Vyhnalek, M., Bojar, M., Bures, J., & Vlcek, K. (2007). Spatial navigation deficit in amnesic mild cognitive impairment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(10), 4042-4047.
- Howard, M. W., Fotedar, M. S., Datey, A. V., & Hasselmo, M. E. (2005). The temporal context model in spatial navigation and relational learning: toward a common explanation of medial temporal lobe function across domains. *Psychological review*, 112(1), 75-116.
- Howard, M. W., & Kahana, M. J. (2002). A distributed representation of temporal context. *Journal of Mathematical Psychology*, 46(3), 269-299.
- Huber, D. E., Clark, T. F., Curran, T., & Winkielman, P. (2008). Effects of repetition priming on recognition memory: Testing a perceptual fluency-disfluency model. *Journal of experimental psychology. Learning, memory, and cognition*, 34(6), 1305-1324.
- Hume, D. (1739/1978). *A treatise of human nature*. London: John Noon.
- Husain, M., & Nachev, P. (2007). Space and the parietal cortex. *Trends in cognitive sciences*, 11(1), 30-36.
- Iachini, I., Iavarone, A., Senese, V. P., Ruotolo, F., & Ruggiero, G. (2009). Visuospatial memory in healthy elderly, AD and MCI: a review. *Current Aging Science*, 2(1), 43-59.

- Iglói, K., Zaoui, M., Berthoz, A., & Rondi-Reig, L. (2009). Sequential egocentric strategy is acquired as early as allocentric strategy: Parallel acquisition of these two navigation strategies. *Hippocampus*, 19(12), 1199-1211.
- Intraub, H., & Richardson, M. (1989). Wide-angle memories of close-up scenes. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 15(2), 179-187.
- Itskov, V., Pastalkova, E., Mizuseki, K., Buzsáki, G., & Harris, K. D. (2008). Theta-mediated dynamics of spatial information in hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, 28(23), 5959-5964.
- Jack, C. R., Petersen, R. C., Xu, Y., O'brien, P. C., Smith, G. E., Ivnik, R. J., et al. (2000). Rates of hippocampal atrophy correlate with change in clinical status in aging and AD. *Neurology*, 55(4), 484-490.
- Jack, C. R., Shiung, M. M., Gunter, J. L., O'brien, P. C., Weigand, S. D., Knopman, D. S., et al. (2004). Comparison of different MRI brain atrophy rate measures with clinical disease progression in AD. *Neurology*, 62(4), 591-600.
- Jacoby, L. L. (1991). A process dissociation framework: Separating automatic from intentional uses of memory. *Journal of Memory and Language*, 30(5), 513-541.
- Jacoby, L. L., & Dallas, M. (1981). On the relationship between autobiographical memory and perceptual learning. *Journal of Experimental Psychology: General*, 110(3), 306-340.
- Jacoby, L. L., Kelley, C., & Dywan, J. (1989). Memory attributions. In H. L. Roediger & F. I. M. Craik (Eds.), *Varieties of memory and consciousness: Essays in honour of Endel Tulving* (pp. 391-422). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Jacoby, L. L., & Whitehouse, K. (1989). An illusion of memory: False recognition influenced by unconscious perception. *Journal of Experimental Psychology: General*, 118(2), 126-135.
- James. (1890). *The principles of psychology*. New-York: Macmillan.
- Jeffery, K. J. (2007). Self-localization and the entorhinal-hippocampal system. *Current opinion in neurobiology*, 17(6), 684-691.
- Jensen, O., & Lisman, J. E. (2005). Hippocampal sequence-encoding driven by a cortical multi-item working memory buffer. *Trends in neurosciences*, 28(2), 67-72.
- Johnson, A., & Redish, A. D. (2007). Neural ensembles in CA3 transiently encode paths forward of the animal at a decision point. *The Journal of Neuroscience*, 27(45), 12176-12189.
- Johnson, M. K., Foley, M. A., Suengas, A. G., & Raye, C. L. (1988). Phenomenal characteristics of memories for perceived and imagined autobiographical events. *Journal of Experimental Psychology: General*, 117(4), 371-376.
- Johnson, M. K., Hashtroudi, S., & Lindsay, D. S. (1993). Source monitoring. *Psychological bulletin*, 114(1), 3-28.
- Johnson, M. K., Raye, C. L., Mitchell, K. J., & Ankudowich, E. (2012). The cognitive neuroscience of true and false memories. In R. F. Belli (Ed.), *True and false recovered memories: Toward a Reconciliation of the Debate* (Vol. 58, pp. 15-52). New York: Springer.
- Jung, M. W., Wiener, S. I., & McNaughton, B. L. (1994). Comparison of spatial firing characteristics of units in dorsal and ventral hippocampus of the rat. *The Journal of Neuroscience*, 14(12), 7347-7356.
- Kahane, P., Hoffmann, D., Minotti, L., & Berthoz, A. (2003). Reappraisal of the human vestibular cortex by cortical electrical stimulation study. *Annals of neurology*, 54(5), 615-624.
- Kalova, E., Vlcek, K., Jarolimova, E., & Bures, J. (2005). Allothetic orientation and sequential ordering of places is impaired in early stages of Alzheimer's disease:

- corresponding results in real space tests and computer tests. *Behavioural brain research*, 159(2), 175-186.
- Kant, I. (1869/1981). *Critique de la raison pure*. Paris: Gallimard.
- Kavcic, V., & Duffy, C. J. (2003). Attentional dynamics and visual perception: mechanisms of spatial disorientation in Alzheimer's disease. *Brain*, 126(5), 1173-1181.
- Kelley, C. M., & Jacoby, L. L. (1998). Subjective reports and process dissociation: Fluency, knowing, and feeling. *Acta Psychologica*, 98(2), 127-140.
- Kelley, C. M., & Rhodes, M. G. (2002). Making sense and nonsense of experience: Attributions in memory and judgment. *Psychology of learning and motivation*, 41, 293-320.
- Kelly, J. W., & McNamara, T. P. (2008). Response mode differences in perspective taking: Differences in representation or differences in retrieval? *Memory & cognition*, 36(4), 863-872.
- Kent, C., & Lamberts, K. (2008). The encoding-retrieval relationship: retrieval as mental simulation. *Trends in cognitive sciences*, 12(3), 92-98.
- Kessels, R. P. C., de Haan, E. H. F., Kappelle, L. J., & Postma, A. (2001). Varieties of human spatial memory: a meta-analysis on the effects of hippocampal lesions. *Brain Research Reviews*, 35(3), 295-303.
- Kim, S., Sapiurka, M., Clark, R. E., & Squire, L. R. (2013). Contrasting effects on path integration after hippocampal damage in humans and rats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(12), 4732-4737.
- King, J. A., Burgess, N., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & O'Keefe, J. (2002). Human hippocampus and viewpoint dependence in spatial memory. *Hippocampus*, 12(6), 811-820.
- King, J. A., Trinkler, I., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & Burgess, N. (2004). The hippocampal role in spatial memory and the familiarity-recollection distinction: A case study. *Neuropsychology*, 18(3), 405-417.
- Kinoshita, S. (1997). Masked target priming effects on feeling-of-knowing and feeling-of-familiarity judgments. *Acta Psychologica*, 97(2), 183-199.
- Klatzky, R. L. (1998). *Allocentric and egocentric spatial representations: Definitions, distinctions, and interconnections*. In C. Freska, C. Habel & K. F. Wender (Eds.), *Spatial cognition* (pp. 1-17). Berlin: Springer.
- Klatzky, R. L., Loomis, J. M., Beall, A. C., Chance, S. S., & Golledge, R. G. (1998). Spatial updating of self-position and orientation during real, imagined, and virtual locomotion. *Psychological science*, 9(4), 293-298.
- Klein, S. B., Loftus, J., & Kihlstrom, J. F. (2002). Memory and temporal experience: The effects of episodic memory loss on an amnesic patient's ability to remember the past and imagine the future. *Social Cognition*, 20(5), 353-379.
- Knierim, W. E. S. J. J., Kudrimoti, H. S., & McNaughton, B. L. (1995). A model of the neural basis of the rat's sense of direction. *Advances in Neural Information Processing Systems*, 7, 173-180.
- Korsakoff, S. S. (1889). Etude médico-psychologique sur une forme des maladies de la mémoire. *Revue Philosophique*, 28, 501-530.
- Kraus, B. J., Robinson II, R. J., White, J. A., Eichenbaum, H., & Hasselmo, M. E. (2013). Hippocampal "time cells": time versus path integration. *Neuron*, 78(6), 1090-1101.
- Kudrimoti, H. S., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (1999). Reactivation of hippocampal cell assemblies: effects of behavioral state, experience, and EEG dynamics. *The Journal of Neuroscience*, 19(10), 4090-4101.
- Kurilla, B. P., & Westerman, D. L. (2008). Processing fluency affects subjective claims of recollection. *Memory & Cognition*, 36(1), 82-92.

- Kurilla, B. P., & Westerman, D. L. (2011). Inferential processes in subjective reports of recollection. In P. Higham & J. P. Leboe (Eds.), *Constructions of remembering and metacognition: Essays in honor of Bruce Whittlesea* (pp. 79-90). London, UK: Palgrave MacMillan.
- Laakso, M. P., Soininen, H., Partanen, K., Helkala, E. L., Hartikainen, P., Vainio, P., et al. (1995). Volumes of hippocampus, amygdala and frontal lobes in the MRI-based diagnosis of early Alzheimer's disease: correlation with memory functions. *Journal of Neural Transmission-Parkinson's Disease and Dementia Section*, 9(1), 73-86.
- Laczo, J., Vlcek, K., Vyhnalek, M., Vajnerova, O., Ort, M., Holmerova, I., et al. (2009). Spatial navigation testing discriminates two types of amnesic mild cognitive impairment. *Behavioural brain research*, 202(2), 252-259.
- Lambrey, S. (2005). *Construction et utilisation des représentations mentales de l'espace chez l'homme*. Collège de France, Paris.
- Lambrey, S., Doeller, C., Berthoz, A., & Burgess, N. (2012). Imagining being somewhere else: neural basis of changing perspective in space. *Cerebral Cortex*, 22(1), 166-174.
- Leboe-McGowan, J. P., & Whittlesea, B. W. A. (2013). Through the SCAPE Looking Glass-- Sources of Performance and Sources of Attribution. In D. Reisberg (Ed.), *The Oxford Handbook of Cognitive Psychology* (pp. 243-266). Oxford: Oxford University Press.
- Leboe, J. P., & Ansons, T. L. (2006). On misattributing good remembering to a happy past: An investigation into the cognitive roots of nostalgia. *Emotion*, 6(4), 596-610.
- Leboe, J. P., & Whittlesea, B. W. A. (2002). The inferential basis of familiarity and recall: Evidence for a common underlying process. *Journal of Memory and Language*, 46(4), 804-829.
- LeCompte, D. C. (1995). Recollective experience in the revelation effect: Separating the contributions of recollection and familiarity. *Memory & Cognition*, 23(3), 324-334.
- Lee, A. K., & Wilson, M. A. (2002). Memory of sequential experience in the hippocampus during slow wave sleep. *Neuron*, 36(6), 1183-1194.
- Lemogne, C., Piolino, P., Friszer, S., Claret, A., Girault, N., Jouvent, R., et al. (2006). Episodic autobiographical memory in depression: Specificity, autonoetic consciousness, and self-perspective. *Consciousness and cognition*, 15(2), 258-268.
- Leutgeb, S., Leutgeb, J. K., Treves, A., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2004). Distinct ensemble codes in hippocampal areas CA3 and CA1. *Science*, 305(5688), 1295-1298.
- Lever, C., Burton, S., Jeewajee, A., O'Keefe, J., & Burgess, N. (2009). Boundary vector cells in the subiculum of the hippocampal formation. *The Journal of Neuroscience*, 29(31), 9771-9777.
- Lezak, M. D., Howieson, D. B., & Loring, D. W. (2004). *Neuropsychological assessment* (4th ed.). Oxford, England: Oxford University Press.
- Libby, L. K. (2003). Imagery perspective and source monitoring in imagination inflation. *Memory & Cognition*, 31(7), 1072-1081.
- Lindsay, D. S., & Johnson, M. K. (2000). False memories and the source monitoring framework: Reply to Reyna and Lloyd (1997). *Learning and Individual Differences*, 12(2), 145-161.
- Lindsay, D. S., & Kelley, C. M. (1996). Creating illusions of familiarity in a cued recall remember/know paradigm. *Journal of Memory and Language*, 35(2), 197-211.
- Lisman, J. E. (1999). Relating hippocampal circuitry to function: recall of memory sequences by reciprocal dentate-CA3 interactions. *Neuron*, 22(2), 233-242.
- Lisman, J. E., Talamini, L. M., & Raffone, A. (2005). Recall of memory sequences by interaction of the dentate and CA3: a revised model of the phase precession. *Neural Networks*, 18(9), 1191-1201.

- Lithfous, S., Dufour, A., & Després, O. (2013). Spatial navigation in normal aging and the prodromal stage of Alzheimer's disease: insights from imaging and behavioral studies. *Ageing research reviews*, 12(1), 201-213.
- Locke, J. (1690/1959). *An Essay Concerning Human Understanding*. New York: Dover Publications.
- Loftus, E. F., Feldman, J., & Dashiell, R. (1995). The reality of illusory memories. In D. L. Schacter (Ed.), *Memory distortion: How minds, brains, and societies reconstruct the past* (pp. 47-68). Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Loomis, J. M., Klatzky, R. L., Golledge, R. G., & Philbeck, J. W. (1999). Human navigation by path integration. In R. G. Golledge (Ed.), *Wayfinding behavior: Cognitive mapping and other spatial processes* (pp. 125-151). Baltimore, MD: Johns Hopkins University.
- Maaswinkel, H., Jarrard, L. E., & Whishaw, I. Q. (1999). Hippocampectomized rats are impaired in homing by path integration. *Hippocampus*, 9(5), 553-561.
- MacDonald, C. J., Lepage, K. Q., Eden, U. T., & Eichenbaum, H. (2011). Hippocampal "time cells" bridge the gap in memory for discontinuous events. *Neuron*, 71(4), 737-749.
- Maguire, E. A., Burgess, N., & O'Keefe, J. (1999). Human spatial navigation: cognitive maps, sexual dimorphism, and neural substrates. *Current opinion in neurobiology*, 9(2), 171-177.
- Maguire, E. A., & Mullally, S. L. (2013). The hippocampus: A manifesto for change. *Journal of Experimental Psychology: General*, 142(4), 1180-1189.
- Mandal, P. K., Joshi, J., & Saharan, S. (2012). Visuospatial perception: an emerging biomarker for Alzheimer's disease. *Journal of Alzheimer's Disease*, 31, S117-S135.
- Mandler, G. (1979). Organization and repetition: Organizational principles with special reference to rote learning. In L. G. Nilsson (Ed.), *Perspectives on memory research* (pp. 293-327). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Mandler, G. (1980). Recognizing: The judgment of previous occurrence. *Psychological review*, 87(3), 252-271.
- Mandler, G. (1991). Your face looks familiar but I can't remember your name: A review of dual process theory. In E. William, E. Hockley & E. S. Lewandowsky (Eds.), *Relating theory and data: Essays on human memory in honor of Bennet B. Murdock* (pp. 207-225). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Marozzi, E., & Jeffery, K. J. (2012). Place, space and memory cells. *Current Biology*, 22(22), R939-R942.
- Marr, D. (1971). Simple memory: a theory for archicortex. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 23-81.
- May, M. (2004). Imaginal perspective switches in remembered environments: Transformation versus interference accounts. *Cognitive Psychology*, 48(2), 163-206.
- May, M., & Klatzky, R. L. (2000). Path integration while ignoring irrelevant movement. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 26(1), 169-186.
- Mayes, A. R. (1995). Memory and amnesia. *Behavioural brain research*, 66(1), 29-36.
- McCabe, D. P., & Balota, D. A. (2007). Context effects on remembering and knowing: The expectancy heuristic. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 33(3), 536-549.
- McClelland, J. L., McNaughton, B. L., & O'Reilly, R. C. (1995). Why there are complementary learning systems in the hippocampus and neocortex: insights from the successes and failures of connectionist models of learning and memory. *Psychological review*, 102(3), 419-457.

- McFarland, W. L., Teitelbaum, H., & Hedges, E. K. (1975). Relationship between hippocampal theta activity and running speed in the rat. *Journal of comparative and physiological psychology*, 88(1), 324-328.
- McKhann, G. M., Knopman, D. S., Chertkow, H., Hyman, B. T., Jack Jr, C. R., Kawas, C. H., et al. (2011). The diagnosis of dementia due to Alzheimer's disease: Recommendations from the National Institute on Aging-Alzheimer's Association workgroups on diagnostic guidelines for Alzheimer's disease. *Alzheimer's & Dementia*, 7(3), 263-269.
- McNaughton, B. L., Battaglia, F. P., Jensen, O., Moser, E. I., & Moser, M.-B. (2006). Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(8), 663-678.
- Medendorp, W. P., Goltz, H. C., Vilis, T., & Crawford, J. D. (2003). Gaze-centered updating of visual space in human parietal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 23(15), 6209-6214.
- Mickes, L., Wais, P. E., & Wixted, J. T. (2009). Recollection Is a Continuous Process Implications for Dual-Process Theories of Recognition Memory. *Psychological Science*, 20(4), 509-515.
- Migo, E. M., Mayes, A. R., & Montaldi, D. (2012). Measuring recollection and familiarity: Improving the remember/know procedure. *Consciousness and cognition*, 21(3), 1435-1455.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (1995). *The visual brain in action*. Oxford: Oxford University Press.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2008). Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia*, 46(3), 774-785.
- Mitchell, K. J., & Johnson, M. K. (2000). Source monitoring: Attributing mental experiences. In E. Tulving & F. I. M. Craik (Eds.), *The Oxford handbook of memory* (pp. 179-195). New York: Oxford University Press.
- Mitchell, K. J., & Johnson, M. K. (2009). Source monitoring 15 years later: what have we learned from fMRI about the neural mechanisms of source memory? *Psychological bulletin*, 135(4), 638-677.
- Mittelstaedt, M. L., & Mittelstaedt, H. (1980). Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften*, 67(11), 566-567.
- Monacelli, A. M., Cushman, L. A., Kavcic, V., & Duffy, C. J. (2003). Spatial disorientation in Alzheimer's disease The remembrance of things passed. *Neurology*, 61(11), 1491-1497.
- Morris, C. D., Bransford, J. D., & Franks, J. J. (1977). Levels of processing versus transfer appropriate processing. *Journal of verbal learning and verbal behavior*, 16(5), 519-533.
- Morris, R. (1984). Developments of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat. *Journal of neuroscience methods*, 11(1), 47-60.
- Morris, R. G., Pickering, A., Abrahams, S., & Feigenbaum, J. D. (1996). Space and the hippocampal formation in humans. *Brain research bulletin*, 40(5), 487-490.
- Moscovitch, M., Nadel, L., Winocur, G., Gilboa, A., & Rosenbaum, R. S. (2006). The cognitive neuroscience of remote episodic, semantic and spatial memory. *Current opinion in neurobiology*, 16(2), 179-190.
- Moscovitch, M., Rosenbaum, R. S., Gilboa, A., Addis, D. R., Westmacott, R., Grady, C., et al. (2005). Functional neuroanatomy of remote episodic, semantic and spatial memory: a unified account based on multiple trace theory. *Journal of anatomy*, 207(1), 35-66.
- Moser, E. I., Kropff, E., & Moser, M.-B. (2008). Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Neuroscience*, 31(1), 69-89.

- Mou, W., & McNamara, T. P. (2002). Intrinsic frames of reference in spatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 28(1), 162-170.
- Mou, W., McNamara, T. P., Valiquette, C. M., & Rump, B. (2004). Allocentric and egocentric updating of spatial memories. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 30(1), 142-157.
- Mullally, S. L., Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2012). Scene construction in amnesia: An fMRI study. *The Journal of Neuroscience*, 32(16), 5646-5653.
- Mullally, S. L., Intraub, H., & Maguire, E. A. (2012). Attenuated boundary extension produces a paradoxical memory advantage in amnesic patients. *Current Biology*, 22(4), 261-268.
- Mullally, S. L., & Maguire, E. A. (2013). Memory, Imagination, and Predicting the Future A Common Brain Mechanism? *The Neuroscientist*, 20, 220-234.
- Nádasdy, Z., Hirase, H., Czurko, A., Csicsvari, J., & Buzsáki, G. (1999). Replay and time compression of recurring spike sequences in the hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, 19(21), 9497-9507.
- Nadel, L., & Moscovitch, M. (1997). Memory consolidation, retrograde amnesia and the hippocampal complex. *Current opinion in neurobiology*, 7(2), 217-227.
- Nadel, L., & Moscovitch, M. (1998). Hippocampal contributions to cortical plasticity. *Neuropharmacology*, 37(4), 431-439.
- Nadel, L., Samsonovich, A., Ryan, L., & Moscovitch, M. (2000). Multiple trace theory of human memory: computational, neuroimaging, and neuropsychological results. *Hippocampus*, 10(4), 352-368.
- Naveh-Benjamin, M., Guez, J., & Marom, M. (2003). The effects of divided attention at encoding on item and associative memory. *Memory & Cognition*, 31(7), 1021-1035.
- Nedelska, Z., Andel, R., Laczo, J., Vlcek, K., Horinek, D., Lisy, J., et al. (2012). Spatial navigation impairment is proportional to right hippocampal volume. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(7), 2590-2594.
- Nigro, G., & Neisser, U. (1983). Point of view in personal memories. *Cognitive Psychology*, 15(4), 467-482.
- Nyberg, L., Kim, A. S. N., Habib, R., Levine, B., & Tulving, E. (2010). Consciousness of subjective time in the brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(51), 22356-22359.
- O'Keefe, J. (1976). Place units in the hippocampus of the freely moving rat. *Experimental neurology*, 51(1), 78-109.
- O'Keefe, J. (1979). A review of the hippocampal place cells. *Progress in neurobiology*, 13(4), 419-439.
- O'Keefe, J., & Conway, D. H. (1978). Hippocampal place units in the freely moving rat: why they fire where they fire. *Experimental Brain Research*, 31(4), 573-590.
- O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain research*, 34, 171-175.
- O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford, England: Clarendon Press.
- O'Keefe, J., & Recce, M. L. (1993). Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus*, 3(3), 317-330.
- O'Neill, J., Pleydell-Bouverie, B., Dupret, D., & Csicsvari, J. (2010). Play it again: reactivation of waking experience and memory. *Trends in neurosciences*, 33(5), 220-229.

- O'Neill, J., Senior, T., & Csicsvari, J. (2006). Place-selective firing of CA1 pyramidal cells during sharp wave/ripple network patterns in exploratory behavior. *Neuron*, 49(1), 143-155.
- Olton, D. S., & Samuelson, R. J. (1976). Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2(2), 97-116.
- Pai, M. C., & Jacobs, W. J. (2004). Topographical disorientation in community-residing patients with Alzheimer's disease. *International journal of geriatric psychiatry*, 19(3), 250-255.
- Parslow, D. M., Morris, R. G., Fleminger, S., Rahman, Q., Abrahams, S., & Recce, M. (2005). Allocentric spatial memory in humans with hippocampal lesions. *Acta psychologica*, 118(1), 123-147.
- Pengas, G., Patterson, K., Arnold, R. J., Bird, C. M., Burgess, N., & Nestor, P. J. (2010). Lost and found: bespoke memory testing for Alzheimer's disease and semantic dementia. *Journal of Alzheimer's Disease*, 21(4), 1347-1365.
- Pengas, G., Williams, G. B., Acosta-Cabronero, J., Ash, T. W. J., Hong, Y. T., Izquierdo-Garcia, D., et al. (2012). The relationship of topographical memory performance to regional neurodegeneration in Alzheimer's disease. *Frontiers in aging neuroscience*, 4(17).
- Péruch, P., Vercher, J.-L., & Gauthier, G. M. (1995). Acquisition of spatial knowledge through visual exploration of simulated environments. *Ecological Psychology*, 7(1), 1-20.
- Petersen, R. C., Jack, C. R., Xu, Y. C., Waring, S. C., O'Brien, P. C., Smith, G. E., et al. (2000). Memory and MRI-based hippocampal volumes in aging and AD. *Neurology*, 54(3), 581-587.
- Philbeck, J. W., Behrmann, M., Black, S. E., & Ebert, P. (2000). Intact spatial updating during locomotion after right posterior parietal lesions. *Neuropsychologia*, 38(7), 950-963.
- Philbeck, J. W., Behrmann, M., Levy, L., Potolicchio, S. J., & Caputy, A. J. (2004). Path integration deficits during linear locomotion after human medial temporal lobectomy. *Journal of cognitive neuroscience*, 16(4), 510-520.
- Piolino, P., Desgranges, B., Belliard, S., Matuszewski, V., Lalevée, C., De la Sayette, V., et al. (2003). Autobiographical memory and autonoetic consciousness: triple dissociation in neurodegenerative diseases. *Brain*, 126(10), 2203-2219.
- Piolino, P., Desgranges, B., Clarys, D., Guillery-Girard, B., Taconnat, L., Isingrini, M., et al. (2006). Autobiographical memory, autonoetic consciousness, and self-perspective in aging. *Psychology and aging*, 21(3), 510-525.
- Piolino, P., Desgranges, B., & Eustache, F. (2000). *La mémoire autobiographique: théorie et pratique*. Marseille, France: Solal
- Piolino, P., Desgranges, B., & Eustache, F. (2009). Episodic autobiographical memories over the course of time: cognitive, neuropsychological and neuroimaging findings. *Neuropsychologia*, 47(11), 2314-2329.
- Piolino, P., Desgranges, B., Manning, L., North, P., Jokic, C., & Eustache, F. (2007). Autobiographical memory, the sense of recollection and executive functions after severe traumatic brain injury. *Cortex*, 43(2), 176-195.
- Plancher, G., Barra, J., Orriols, E., & Piolino, P. (2013). The influence of action on episodic memory: a virtual reality study. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 66(5), 895-909.
- Plancher, G., Tirard, A., Gyselinck, V., Nicolas, S., & Piolino, P. (2012). Using virtual reality to characterize episodic memory profiles in amnesic mild cognitive impairment and Alzheimer's disease: Influence of active and passive encoding. *Neuropsychologia*, 50(5), 592-602.

- Presson, C. C., & Montello, D. R. (1994). Updating after rotational and translational body movements: Coordinate structure of perspective space. *Perception*, 23(12), 1447-1455.
- Rajaram, S. (1993). Remembering and knowing: Two means of access to the personal past. *Memory & Cognition*, 21(1), 89-102.
- Rajaram, S., & Geraci, L. (2000). Conceptual fluency selectively influences knowing. *Journal of Experimental Psychology Learning Memory and Cognition*, 26(4), 1070-1074.
- Ranck, J. B. (1985). Head direction cells in the deep cell layer of dorsolateral presubiculum in freely moving rats. In G. Buzsaki & C. H. Vanderwolf (Eds.), *Electrical Activity of the Archicortex* (pp. 217-220). Budapest: Akademiai Kiado.
- Redish, A. D., Elga, A. N., & Touretzky, D. S. (1996). A coupled attractor model of the rodent head direction system. *Network: Computation in Neural Systems*, 7(4), 671-685.
- Riecke, B. E., Bodenheimer, B., McNamara, T. P., Williams, B., Peng, P., & Feuereissen, D. (2010). Do we need to walk for effective virtual reality navigation? physical rotations alone may suffice. In C. Holscher, T. Shipley, M. Olivetti Belardinelli, J. Bateman & N. Newcombe (Eds.), *Spatial Cognition VII: Lecture notes in computer science* (pp. 234-247). Berlin: Springer.
- Riecke, B. E., & Bühlhoff, H. H. (2004). *Spatial updating in real and virtual environments: contribution and interaction of visual and vestibular cues*. Paper presented at the Proceedings of the 1st Symposium on Applied perception in graphics and visualization.
- Riecke, B. E., Cunningham, D. W., & Bühlhoff, H. H. (2007). Spatial updating in virtual reality: the sufficiency of visual information. *Psychological research*, 71(3), 298-313.
- Riecke, B. E., Heyde, M., & Bühlhoff, H. H. (2001). How real is virtual reality really? Comparing spatial updating using pointing tasks in real and virtual environments. *Journal of Vision*, 1(3), 321-321.
- Riecke, B. E., Heyde, M. V. D., & Bühlhoff, H. H. (2005). Visual cues can be sufficient for triggering automatic, reflexlike spatial updating. *ACM Transactions on Applied Perception (TAP)*, 2(3), 183-215.
- Riecke, B. E., Schulte-Pelkum, J., & Buelthoff, H. H. (2005). *Perceiving simulated ego-motions in virtual reality: Comparing large screen displays with HMDs*. Paper presented at the Electronic Imaging 2005.
- Rieser, J. J. (1989). Access to knowledge of spatial structure at novel points of observation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 15(6), 1157-1165.
- Rieser, J. J., Guth, D. A., & Hill, E. W. (1986). Sensitivity to perspective structure while walking without vision. *Perception*, 15(2), 173-188.
- Rieser, J. J., & Rider, E. A. (1991). Young children's spatial orientation with respect to multiple targets when walking without vision. *Developmental Psychology*, 27(1), 97-107.
- Robinson, J. A., & Swanson, K. L. (1993). Field and observer modes of remembering. *Memory*, 1(3), 169-184.
- Rondi-Reig, L., Petit, G. H., Tobin, C., Tonegawa, S., Mariani, J., & Berthoz, A. (2006). Impaired sequential egocentric and allocentric memories in forebrain-specific-NMDA receptor knock-out mice during a new task dissociating strategies of navigation. *The Journal of Neuroscience*, 26(15), 4071-4081.
- Rosenbaum, R. S., Gilboa, A., Levine, B., Winocur, G., & Moscovitch, M. (2009). Amnesia as an impairment of detail generation and binding: evidence from personal, fictional, and semantic narratives in K.C. *Neuropsychologia*, 47(11), 2181-2187.

- Rosenbaum, R. S., McKinnon, M. C., Levine, B., & Moscovitch, M. (2004). Visual imagery deficits, impaired strategic retrieval, or memory loss: disentangling the nature of an amnesic person's autobiographical memory deficit. *Neuropsychologia*, 42(12), 1619-1635.
- Rotello, C. M., Macmillan, N. A., Reeder, J. A., & Wong, M. (2005). The remember response: Subject to bias, graded, and not a process-pure indicator of recollection. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12(5), 865-873.
- Rowland, D. C., & Moser, M.-B. (2013). Time Finds Its Place in the Hippocampus. *Neuron*, 78(6), 953-954.
- Rubin, D. C. (1995). *Memory in oral traditions: The cognitive psychology of epic, ballads, and counting-out rhymes*. New York: Oxford University Press.
- Rubin, D. C. (2005). A basic-systems approach to autobiographical memory. *Current Directions in Psychological Science*, 14(2), 79-83.
- Rubin, D. C. (2006). The basic-systems model of episodic memory. *Perspectives on Psychological Science*, 1(4), 277-311.
- Rubin, D. C., & Greenberg, D. L. (1998). Visual memory-deficit amnesia: A distinct amnesic presentation and etiology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(9), 5413-5416.
- Rubin, D. C., & Greenberg, D. L. (2003). The role of narrative in recollection: A view from cognitive psychology and neuropsychology. *Narrative and consciousness*, 53-85.
- Rubin, D. C., Schrauf, R. W., & Greenberg, D. L. (2003). Belief and recollection of autobiographical memories. *Memory & cognition*, 31(6), 887-901.
- Ruddle, R. A., & Lessels, S. (2009). The benefits of using a walking interface to navigate virtual environments. *ACM Transactions on Computer-Human Interaction (TOCHI)*, 16(1), 1-18.
- Ruddle, R. A., Volkova, E., & Bühlhoff, H. H. (2011). Walking improves your cognitive map in environments that are large-scale and large in extent. *ACM Transactions on Computer-Human Interaction*, 18(2), 1-20.
- Rugg, M. D., & Wilding, E. L. (2000). Retrieval processing and episodic memory. *Trends in cognitive sciences*, 4(3), 108-115.
- Samsonovich, A., & McNaughton, B. L. (1997). Path integration and cognitive mapping in a continuous attractor neural network model. *The Journal of Neuroscience*, 17(15), 5900-5920.
- Sargolini, F., Fyhn, M., Hafting, T., McNaughton, B. L., Witter, M. P., Moser, M.-B., et al. (2006). Conjunctive representation of position, direction, and velocity in entorhinal cortex. *Science*, 312(5774), 758-762.
- Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007). The cognitive neuroscience of constructive memory: remembering the past and imagining the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1481), 773-786.
- Schacter, D. L., Addis, D. R., & Buckner, R. L. (2008). Episodic simulation of future events: concepts, data, and applications. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1124, 39-60.
- Schacter, D. L., Addis, D. R., Hassabis, D., Martin, V. C., Spreng, R. N., & Szpunar, K. K. (2012). The future of memory: remembering, imagining, and the brain. *Neuron*, 76(4), 677-694.
- Schacter, D. L., & Slotnick, S. D. (2004). The cognitive neuroscience of memory distortion. *Neuron*, 44(1), 149-160.
- Schacter, D. L., & Tulving, E. (1982). Memory, amnesia, and the episodic/semantic distinction. In R. L. Isaacson & N. E. Spear (Eds.), *The expression of knowledge* (pp. 33-65). New York: Plenum Press.

- Seamon, J. G., Schlegel, S. E., Hiester, P. M., Landau, S. M., & Blumenthal, B. F. (2002). Misremembering pictured objects: people of all ages demonstrate the boundary extension illusion. *The American journal of psychology*, 115(2), 151-167.
- Sederberg, P. B., Howard, M. W., & Kahana, M. J. (2008). A context-based theory of recency and contiguity in free recall. *Psychological review*, 115(4), 893-912.
- Seemungal, B. M., Rizzo, V., Gresty, M. A., Rothwell, J. C., & Bronstein, A. M. (2008). Posterior parietal rTMS disrupts human path integration during a vestibular navigation task. *Neuroscience letters*, 437(2), 88-92.
- Serino, S., & Riva, G. (2013). Getting lost in Alzheimer's disease: A break in the mental frame syncing. *Medical hypotheses*, 80(4), 416-421.
- Shelton, A. L., & McNamara, T. P. (2001). Systems of spatial reference in human memory. *Cognitive psychology*, 43(4), 274-310.
- Sholl, M. J. (2001). The role of a self-reference system in spatial navigation. In D. Montello (Ed.), *Spatial Information Theory: foundations of geographic information science* (Vol. 2205, pp. 217-232). Berlin: Springer.
- Shrager, Y., Kirwan, C. B., & Squire, L. R. (2008). Neural basis of the cognitive map: Path integration does not require hippocampus or entorhinal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(33), 12034-12038.
- Siegel, A. W., & White, S. H. (1975). The development of spatial representations of large-scale environments. *Advances in child development and behavior*, 10, 9-55.
- Signoret, J.-L. (1991). *Batterie d'efficience mnésique: BEM 144*: Elsevier.
- Simons, D. J., & Wang, R. F. (1998). Perceiving real-world viewpoint changes. *Psychological Science*, 9(4), 315-320.
- Skaggs, W. E., & McNaughton, B. L. (1996). Replay of neuronal firing sequences in rat hippocampus during sleep following spatial experience. *Science*, 271(5257), 1870-1873.
- Skaggs, W. E., McNaughton, B. L., Wilson, M. A., & Barnes, C. A. (1996). Theta phase precession in hippocampal neuronal populations and the compression of temporal sequences. *Hippocampus*, 6(2), 149-172.
- Skinner, E. I., & Fernandes, M. A. (2007). Neural correlates of recollection and familiarity: A review of neuroimaging and patient data. *Neuropsychologia*, 45(10), 2163-2179.
- Slotnick, S. D., & Schacter, D. L. (2004). A sensory signature that distinguishes true from false memories. *Nature neuroscience*, 7(6), 664-672.
- Solstad, T., Boccara, C. N., Kropff, E., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2008). Representation of geometric borders in the entorhinal cortex. *Science*, 322(5909), 1865-1868.
- Spiers, H. J., Burgess, N., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & O'Keefe, J. (2001). Bilateral hippocampal pathology impairs topographical and episodic memory but not visual pattern matching. *Hippocampus*, 11(6), 715-725.
- Spiers, H. J., Burgess, N., Maguire, E. A., Baxendale, S. A., Hartley, T., Thompson, P. J., et al. (2001). Unilateral temporal lobectomy patients show lateralized topographical and episodic memory deficits in a virtual town. *Brain*, 124(12), 2476-2489.
- Spiers, H. J., Maguire, E. A., & Burgess, N. (2001). Hippocampal amnesia. *Neurocase*, 7(5), 357-382.
- Spreng, R. N., Mar, R. A., & Kim, A. S. N. (2009). The common neural basis of autobiographical memory, prospection, navigation, theory of mind, and the default mode: a quantitative meta-analysis. *Journal of cognitive neuroscience*, 21(3), 489-510.
- Squire, L. R. (1992). Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychological review*, 99(2), 195-231.
- Squire, L. R., & Alvarez, P. (1995). Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective. *Current opinion in neurobiology*, 5(2), 169-177.

- Stackman, R. W., & Taube, J. S. (1998). Firing properties of rat lateral mammillary single units: head direction, head pitch, and angular head velocity. *The Journal of Neuroscience*, 18(21), 9020-9037.
- Stawinska, U., & Kasicki, S. (1998). The frequency of rat's hippocampal theta rhythm is related to the speed of locomotion. *Brain research*, 796(1), 327-331.
- Strange, B. A., Witter, M. P., Lein, E. S., & Moser, E. I. (2014). Functional organization of the hippocampal longitudinal axis. *Nature Reviews Neuroscience*, 15(10), 655-669.
- Suddendorf, T., & Busby, J. (2003). Mental time travel in animals? *Trends in cognitive sciences*, 7(9), 391-396.
- Suddendorf, T., & Corballis, M. C. (2007). The evolution of foresight: What is mental time travel, and is it unique to humans? *Behavioral and Brain Sciences*, 30(03), 299-313.
- Suengas, A. G., & Johnson, M. K. (1988). Qualitative effects of rehearsal on memories for perceived and imagined complex events. *Journal of Experimental Psychology: General*, 117(4), 377-389.
- Sun, H.-J., Chan, G. S. W., & Campos, J. L. (2004). Active navigation and orientation-free spatial representations. *Memory & Cognition*, 32(1), 51-71.
- Sutherland, G. R., & McNaughton, B. (2000). Memory trace reactivation in hippocampal and neocortical neuronal ensembles. *Current opinion in neurobiology*, 10(2), 180-186.
- Talarico, J. M., & Rubin, D. C. (2003). Confidence, not consistency, characterizes flashbulb memories. *Psychological Science*, 14(5), 455-461.
- Talarico, J. M., & Rubin, D. C. (2007). Flashbulb memories are special after all; in phenomenology, not accuracy. *Applied Cognitive Psychology*, 21(5), 557-578.
- Tan, D. S., Gergle, D., Scupelli, P., & Pausch, R. (2006). Physically large displays improve performance on spatial tasks. *ACM Transactions on Computer-Human Interaction (TOCHI)*, 13(1), 71-99.
- Tarr, M. J. (1995). Rotating objects to recognize them: A case study on the role of viewpoint dependency in the recognition of three-dimensional objects. *Psychonomic Bulletin & Review*, 2(1), 55-82.
- Taube, J. S. (1995). Head direction cells recorded in the anterior thalamic nuclei of freely moving rats. *The Journal of Neuroscience*, 15(1), 70-86.
- Taube, J. S. (1998). Head direction cells and the neurophysiological basis for a sense of direction. *Progress in neurobiology*, 55(3), 225-256.
- Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B. (1990a). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *The Journal of Neuroscience*, 10(2), 420-435.
- Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B. (1990b). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. II. Effects of environmental manipulations. *The Journal of Neuroscience*, 10(2), 436-447.
- Taylor, F. K. (1965). Cryptomnesia and plagiarism. *The British Journal of Psychiatry*, 111(480), 1111-1118.
- Taylor, J. R., Buratto, L. G., & Henson, R. N. (2013). Behavioral and neural evidence for masked conceptual priming of recollection. *Cortex*, 49(6), 1511-1525.
- Taylor, J. R., & Henson, R. N. (2012). Could masked conceptual primes increase recollection? The subtleties of measuring recollection and familiarity in recognition memory. *Neuropsychologia*, 50(13), 3027-3040.
- Tcheang, L., Bühlhoff, H. H., & Burgess, N. (2011). Visual influence on path integration in darkness indicates a multimodal representation of large-scale space. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(3), 1152-1157.
- Teramoto, W., & Riecke, B. E. (2010). Dynamic visual information facilitates object recognition from novel viewpoints. *Journal of vision*, 10(13), 1-13.

- Tetewsky, S. J., & Duffy, C. J. (1999). Visual loss and getting lost in Alzheimer's disease. *Neurology*, 52(5), 958-965.
- Teyler, T. J., & DiScenna, P. (1986). The hippocampal memory indexing theory. *Behavioral neuroscience*, 100(2), 147-154.
- Thompson, L. T., & Best, P. J. (1990). Long-term stability of the place-field activity of single units recorded from the dorsal hippocampus of freely behaving rats. *Brain research*, 509(2), 299-308.
- Thomson, D. M., & Tulving, E. (1970). Associative encoding and retrieval: Weak and strong cues. *Journal of Experimental Psychology*, 86(2), 255-262.
- Thorndyke, P. W., & Hayes-Roth, B. (1982). Differences in spatial knowledge acquired from maps and navigation. *Cognitive psychology*, 14(4), 560-589.
- Titchener, E. B. (1928). *A textbook of psychology*. New York: Macmillan.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological review*, 55(4), 189-208.
- Tombaugh, T. N. (2004). Trail Making Test A and B: normative data stratified by age and education. *Archives of clinical neuropsychology*, 19(2), 203-214.
- Trope, Y., & Liberman, N. (2010). Construal-level theory of psychological distance. *Psychological review*, 117(2), 440-463.
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. In E. Tulving & W. Donaldson (Eds.), *Organization of Memory* (pp. 381-403). New York: Academic Press.
- Tulving, E. (1983). *Elements of episodic memory*. Oxford: Clarendon Press.
- Tulving, E. (1985). Memory and consciousness. *Canadian Psychology/Psychologie canadienne*, 26, 1-12.
- Tulving, E. (2001). Episodic memory and common sense: how far apart? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1413), 1505-1515.
- Tulving, E. (2002). Episodic memory: From mind to brain. *Annual review of psychology*, 53(1), 1-25.
- Tulving, E., & Thomson, D. M. (1973). Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychological review*, 80(5), 352-373.
- Vaidya, C. J., Zhao, M., Desmond, J. E., & Gabrieli, J. D. E. (2002). Evidence for cortical encoding specificity in episodic memory: memory-induced re-activation of picture processing areas. *Neuropsychologia*, 40(12), 2136-2143.
- Van der Linden, M., Coyette, F., Poitrenaud, J., Kalafat, M., Calicis, F., Wyns, C., et al. (2004). L'épreuve de rappel libre/rappel indicé à 16 items (RL/RI-16). In M. Van der Linden, S. Adam & A. Agniel (Eds.), *L'évaluation des troubles de la mémoire: présentation de quatre tests de mémoire épisodique avec leur étalonnage* (pp. 27-45). Marseille: Sollal.
- Van der Linden, M., Wyns, C. H., Coyette, F., Von Freckell, R., & Seron, X. (1989). *Le QAM: questionnaire d'auto-évaluation de la mémoire*. Bruxelles: Editest.
- Vanderwolf, C. H. (1969). Hippocampal electrical activity and voluntary movement in the rat. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 26(4), 407-418.
- Versace, R., Vallet, G. T., Riou, B., Lesourd, M., Labeye, É., & Brunel, L. (2014). Act-In: An integrated view of memory mechanisms. *Journal of Cognitive Psychology*, 00, 1-27.
- Vlcek, K. (2011). Spatial navigation impairment in healthy aging and Alzheimer's disease. In d. I. M. S. M. (Ed.), *The Clinical Spectrum of Alzheimer's Disease: The Charge Toward Comprehensive Diagnostic and Therapeutic Strategies* (pp. 75-100). Rijeka, Croatia: InTech.
- Wais, P. E., Mickes, L., & Wixted, J. T. (2008). Remember/know judgments probe degrees of recollection. *Journal of cognitive neuroscience*, 20(3), 400-405.

- Waller, D., & Greenauer, N. (2007). The role of body-based sensory information in the acquisition of enduring spatial representations. *Psychological research*, 71(3), 322-332.
- Waller, D., & Hodgson, E. (2006). Transient and enduring spatial representations under disorientation and self-rotation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 32(4), 867-882.
- Waller, D., Montello, D. R., Richardson, A. E., & Hegarty, M. (2002). Orientation specificity and spatial updating of memories for layouts. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 28(6), 1051-1063.
- Wang, R. F. (2004). Action, verbal response and spatial reasoning. *Cognition*, 94(2), 185-192.
- Wang, R. F., & Simons, D. J. (1999). Active and passive scene recognition across views. *Cognition*, 70(2), 191-210.
- Wang, R. F., & Spelke, E. S. (2000). Updating egocentric representations in human navigation. *Cognition*, 77(3), 215-250.
- Weniger, G., Ruhleder, M., Lange, C., & Irle, E. (2012). Impaired egocentric memory and reduced somatosensory cortex size in temporal lobe epilepsy with hippocampal sclerosis. *Behavioural Brain Research*, 227(1), 116-124.
- Weniger, G., Ruhleder, M., Lange, C., Wolf, S., & Irle, E. (2011). Egocentric and allocentric memory as assessed by virtual reality in individuals with amnesic mild cognitive impairment. *Neuropsychologia*, 49(3), 518-527.
- Weshler, D. (1991). *Echelle clinique de mémoire de Wechsler révisée*. Paris: Les Editions du Centre de Psychologie Appliquée.
- Wheeler, M. A., Stuss, D. T., & Tulving, E. (1997). Toward a theory of episodic memory: the frontal lobes and autonoetic consciousness. *Psychological bulletin*, 121(3), 331-354.
- Whishaw, I. Q., & Maaswinkel, H. (1998). Rats with fimbria-fornix lesions are impaired in path integration: a role for the hippocampus in "sense of direction". *The Journal of Neuroscience*, 18(8), 3050-3058.
- Whishaw, I. Q., McKenna, J. E., & Maaswinkel, H. (1997). Hippocampal lesions and path integration. *Current opinion in neurobiology*, 7(2), 228-234.
- Whishaw, I. Q., & Wallace, D. G. (2003). On the origins of autobiographical memory. *Behavioural Brain Research*, 138(2), 113-119.
- Whitlock, J. R., Sutherland, R. J., Witter, M. P., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2008). Navigating from hippocampus to parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(39), 14755-14762.
- Whittlesea, B. W. A. (1993). Illusions of familiarity. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 19(6), 1235-1953.
- Whittlesea, B. W. A. (1997). Production, evaluation, and preservation of experiences: Constructive processing in remembering and performance tasks. In D. L. Medlin (Ed.), *Psychology of learning and motivation* (Vol. 37, pp. 211-264). New York: Academic Press.
- Whittlesea, B. W. A. (2002). Two routes to remembering (and another to remembering not). *Journal of Experimental Psychology: General*, 131(3), 325-348.
- Whittlesea, B. W. A., Jacoby, L. L., & Girard, K. (1990). Illusions of immediate memory: Evidence of an attributional basis for feelings of familiarity and perceptual quality. *Journal of Memory and Language*, 29(6), 716-732.
- Whittlesea, B. W. A., & LeBoe, J. P. (2000). The heuristic basis of remembering and classification: fluency, generation, and resemblance. *Journal of Experimental Psychology: General*, 129(1), 84-106.
- Whittlesea, B. W. A., & Leboe, J. P. (2003). Two fluency heuristics (and how to tell them apart). *Journal of Memory and Language*, 49(1), 62-79.

- Whittlesea, B. W. A., & Williams, L. D. (2000). The source of feelings of familiarity: the discrepancy-attribution hypothesis. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 26(3), 547-565.
- Whittlesea, B. W. A., & Williams, L. D. (2001a). The discrepancy-attribution hypothesis: I. The heuristic basis of feelings and familiarity. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 27(1), 3-13.
- Whittlesea, B. W. A., & Williams, L. D. (2001b). The discrepancy-attribution hypothesis: II. Expectation, uncertainty, surprise, and feelings of familiarity. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 27(1), 14-33.
- Whitwell, J. L., Przybelski, S. A., Weigand, S. D., Knopman, D. S., Boeve, B. F., Petersen, R. C., et al. (2007). 3D maps from multiple MRI illustrate changing atrophy patterns as subjects progress from mild cognitive impairment to Alzheimer's disease. *Brain*, 130(7), 1777-1786.
- Wiener, J. M., Büchner, S. J., & Hölscher, C. (2009). Taxonomy of human wayfinding tasks: A knowledge-based approach. *Spatial Cognition & Computation*, 9(2), 152-165.
- Wiener, J. M., & Mallot, H. A. (2006). Path complexity does not impair visual path integration. *Spatial Cognition and Computation*, 6(4), 333-346.
- Wilson, M. A., & McNaughton, B. L. (1993). Dynamics of the hippocampal ensemble code for space. *Science*, 261(5124), 1055-1058.
- Wilson, M. A., & McNaughton, B. L. (1994). Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep. *Science*, 265(5172), 676-679.
- Wilson, P. N., Foreman, N., Gillett, R., & Stanton, D. (1997). Active versus passive processing of spatial information in a computer-simulated environment. *Ecological Psychology*, 9(3), 207-222.
- Wilson, P. N., & Péruch, P. (2002). The influence of interactivity and attention on spatial learning in a desk-top virtual environment. *Cahiers de psychologie cognitive*, 21(6), 601-633.
- Wixted, J. T., & Mickes, L. (2010). A continuous dual-process model of remember/know judgments. *Psychological review*, 117(4), 1025-1054.
- Wixted, J. T., & Stretch, V. (2004). In defense of the signal detection interpretation of remember/know judgments. *Psychonomic Bulletin & Review*, 11(4), 616-641.
- Wolbers, T., Hegarty, M., Büchel, C., & Loomis, J. M. (2008). Spatial updating: how the brain keeps track of changing object locations during observer motion. *Nature neuroscience*, 11(10), 1223-1230.
- Wolbers, T., Wiener, J. M., Mallot, H. A., & Büchel, C. (2007). Differential recruitment of the hippocampus, medial prefrontal cortex, and the human motion complex during path integration in humans. *The Journal of Neuroscience*, 27(35), 9408-9416.
- Worsley, C. L., Recce, M., Spiers, H. J., Marley, J., Polkey, C. E., & Morris, R. G. (2001). Path integration following temporal lobectomy in humans. *Neuropsychologia*, 39(5), 452-464.
- Wraga, M. (2003). Thinking outside the body: an advantage for spatial updating during imagined versus physical self-rotation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 29(5), 993-1005.
- Wraga, M., Boyle, H. K., & Flynn, C. M. (2010). Role of motor processes in extrinsically encoding mental transformations. *Brain and cognition*, 74(3), 193-202.
- Wraga, M., Creem-Regehr, S. H., & Proffitt, D. R. (2004). Spatial updating of virtual displays. *Memory & Cognition*, 32(3), 399-415.
- Wraga, M., Shephard, J. M., Church, J. A., Inati, S., & Kosslyn, S. M. (2005). Imagined rotations of self versus objects: an fMRI study. *Neuropsychologia*, 43(9), 1351-1361.

- Yang, S.-J., Gallo, D. A., & Beilock, S. L. (2009). Embodied memory judgments: a case of motor fluency. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 35(5), 1359-1365.
- Yoganarasimha, D., Yu, X., & Knierim, J. J. (2006). Head direction cell representations maintain internal coherence during conflicting proximal and distal cue rotations: comparison with hippocampal place cells. *The Journal of Neuroscience*, 26(2), 622-631.
- Yonelinas, A. P. (1994). Receiver-operating characteristics in recognition memory: evidence for a dual-process model. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 20(6), 1341-1354.
- Yonelinas, A. P. (1997). Recognition memory ROCs for item and associative information: The contribution of recollection and familiarity. *Memory & Cognition*, 25(6), 747-763.
- Yonelinas, A. P. (1999). The contribution of recollection and familiarity to recognition and source-memory judgments: A formal dual-process model and an analysis of receiver operating characteristics. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 25(6), 1415-1434.
- Yonelinas, A. P. (2001). Consciousness, control, and confidence: the 3 Cs of recognition memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, 130(3), 361-379.
- Yonelinas, A. P. (2002). The nature of recollection and familiarity: A review of 30 years of research. *Journal of Memory and Language*, 46(3), 441-517.
- Yonelinas, A. P., Dobbins, I., Szymanski, M. D., Dhaliwal, H. S., & King, L. (1996). Signal-detection, threshold, and dual-process models of recognition memory: ROCs and conscious recollection. *Consciousness and cognition*, 5(4), 418-441.
- Zhang, K. (1996). Representation of spatial orientation by the intrinsic dynamics of the head-direction cell ensemble: a theory. *The Journal of Neuroscience*, 16(6), 2112-2126.

Table des figures

<u>Figure 1</u> : extrait de Tulving (1983), fig.7.1, p. 135. Eléments (Observables : colonne de gauche, Processus : colonne du milieu, Etats cognitifs : colonne de droite) impliqués en mémoire épisodique lors de l'encodage (partie supérieure) et de la récupération (partie inférieure). Les flèches symbolisent les relations entre ces éléments.	20
<u>Figure 2</u> : extrait du site du Knierim laboratory. Illustration des champs de lieux des cellules de lieu dans l'hippocampe. À gauche : l'environnement dans lequel le rat se déplace. À droite : les cartes de chaleur montrent les fréquences de décharge (avec le rouge comme amplitude maximum et le bleu comme amplitude minimum) pour différents neurones de l'hippocampe en fonction de la position du rat dans l'enclos. Chaque neurone présente un pic de décharge maximal en fonction d'une position précise au sein de l'environnement.	22
<u>Figure 3</u> : les représentations spatiales qui servent de support à l'encodage des éléments de l'environnement. À gauche. La représentation allocentrée : les éléments de l'environnement sont encodés par rapport à un cadre de référence externe à l'observateur (symbolisé par la croix). Lorsque qu'un observateur change de position dans l'environnement en passant de la position 1 à la position 2, seule cette nouvelle position de l'observateur est recalculée par rapport au point de référence. À droite. La représentation égocentrée : la position et l'orientation de l'observateur servent de point de référence à l'encodage de la position des éléments de l'environnement. Quand l'observateur se déplace, les positions des éléments par rapport à lui-même sont alors recalculées et une nouvelle représentation égocentrée est créée.	24
<u>Figure 4</u> : extrait de Eichenbaum et al. (1999). Illustration de la représentation d'un environnement par l'hippocampe selon le modèle de la carte cognitive.	25
<u>Figure 5</u> : extrait de Nadel & Moscovitch (1998). Le rôle des modules néocorticaux et de l'hippocampe dans le stockage de l'information épisodique. Les différents éléments constitutifs de l'épisode sont distribués dans des modules néocorticaux. Ces modules sont interconnectés avec l'hippocampe qui stocke à long terme la configuration spatiale des éléments néocorticaux correspondants via l'agencement et les liens entre les neurones. L'établissement de ces liens fournit un index spatialisé de l'épisode. Lors de la récupération, ceci permettrait de reconstruire l'épisode à partir de l'ensemble de ces éléments et de les agencer dans un contexte spatial cohérent.	27
<u>Figure 6</u> : extrait de Byrne, Becker, & Burgess (2007). Présentation schématique du modèle BBB. Chaque forme présente un ensemble de neurones. Ces ensembles sont interconnectés. Les liens Bottom-Up indiquent les processus se déroulant lors de l'encodage alors que les liens Top-Down font référence aux étapes de la récupération.	37
<u>Figure 7</u> : extrait de Mullally, Intraub, & Maguire (2012), p.264. La colonne Item présente les stimuli appris. Les colonnes de droite présentent les rappels dessinés de chaque stimulus appris, pour un patient amnésique (colonne Patient) et pour des participants contrôles (colonnes Contrôle 1 et 2). Le phénomène d'extension de frontière est illustré dans les rappels des contrôles pour lesquels on observe une surestimation de la place prise par le fond sur lequel l'objet est placé.	53
<u>Figure 8</u> : extrait de Whittlesea & Leboe (2000), fig. 1, p. 102. Hypothèses du modèle SCAPE.	60
<u>Figure Article 2.1</u> : Viewpoints on the environments used during the study and test phases. In Cerles and Rousset (2012), only the orientation and position of the environmental elements were kept constant between the study and the test phases. In Experiment 1 and with regards to Environment A and	

Environment B, the changes concerned only the texture of the environmental elements. In Experiment 2, the environment did not change between the study and test phases (copy-cues condition).....	122
<u>Figure Article 2.2</u> : Overview of Experiment 1's procedure using Environment A.	122
<u>Figure Article 2.3</u> : Fluency (% of trials labelled as "old" for the accelerated vs. non-accelerated items) as a function of the studied (hits) or unstudied (false alarms) items and the first or second presentation of the items, for the remember (grey) and know (grey striped) responses, in Cerles and Rousset (2012) study, Experiment 1 with Environment A, Experiment 1 with Environment B, and Experiment 2. A negative mean indicates that there is a higher proportion of "old" responses in the non-accelerated (non-fluent) than the accelerated (fluent condition), and the positive mean indicates a higher proportion of "old" responses in the accelerated (fluent) than the non-accelerated (non-fluent) condition.	122
<u>Figure 9</u> : nombre moyen de reconnaissances lors de la première présentation des items en fonction de la réponse Remember-Know (RK), de la fluence des items (fluent vs. non fluent), et de la gêne ressentie face au changement d'environnement (groupe gêne nulle, groupe gêne modérée, groupe gêne forte). Les barres d'erreurs représentent les erreurs types. Le niveau de significativité de l'interaction Réponses RK*Fluence pour chaque condition de gêne est indiqué.	122
<u>Figure 10</u> : introduction de bulles dans l'environnement. Exemples de points de vue lors des trajets visionnés A. en apprentissage et B. en reconnaissance.	123
<u>Figure 11</u> : A. Nombre moyen d'items reconnus dans l'étude 3, en fonction du type de réponse et de conscience associée (BR-R : bonne réponse et réponse R, BR-K : bonne réponse et réponse K, FA-R : fausse alarme et réponse R, FA-K : fausse alarme et réponse K), et de la présence d'une accélération (effet de la fluence). B. Nombre moyen d'items reconnus en fonction du type de conscience associée (RK), de la présence d'une accélération (Fluent/Non-fluent), et de l'étude (étude 3 : sans bulles, étude 4 : avec bulles).....	125
<u>Figure 12</u> : circuit simplifié du complexe hippocampo-entorhinal par Cajal, Wikipédia. DG : Gyrus dentelé, Sub : Subiculum, EC : cortex entorhinal.	132
<u>Figure 13</u> : extrait de Barry & Burgess (2014), p. R331. A. Activité d'une cellule de lieu. L'image de gauche présente le dispositif d'enregistrement de l'activité du neurone et l'environnement dans lequel le rat se déplace. L'image du milieu présente le trajet du rat dans l'environnement (ligne noire) et les pics de décharge de la cellule de lieu en fonction de l'endroit où se trouvait le rat (points rouges). La zone de droite présente une carte de chaleur de l'activité de décharge du neurone, le rouge présentant le plus haut niveau de fréquence de décharge (8,3Hz). On voit ici que cette cellule décharge spécifiquement quand l'animal se trouve dans une aire relativement restreinte sur le côté ouest de l'environnement. B. Activité d'une cellule grille. L'image de gauche présente le trajet du rat (ligne noire) et les moments où la cellule grille décharge (points bleus). Les images du milieu et de droite présentent une carte de chaleur de l'activité de décharge de la cellule grille. L'activité de la cellule forme une grille triangulaire couvrant l'environnement. C. Activité de cellules de direction de la tête. Les deux graphiques présentent l'amplitude de décharge de deux cellules en fonction de l'orientation de l'animal par rapport à l'axe horizontal de l'environnement. D. Activité d'une cellule de frontière. L'image de gauche présente le trajet du rat (ligne noire) et les pics de décharge du neurone (points bleus) en fonction de la localisation du rat. Les images du milieu et de droite présentent la carte de chaleur de l'activité d'un même neurone dans un environnement (image du milieu) et dans le même environnement dans lequel une barrière a été ajoutée (image de droite). La cellule décharge à proximité d'un indice de frontière situé au sud.	135
<u>Figure 14</u> : extrait de Jeffery (2007), p. 689. Modèle de réseau cellulaire impliqué dans la localisation de soi dans un environnement via l'activité des cellules de lieu (C), des cellules grilles (B), et des cellules de direction de la tête (F).....	138
<u>Figure 15</u> : extrait de Marozzi & Jeffery (2012), p.R939. A) Le phénomène de précession de phase. Un rat est en train de se déplacer sur une ligne droite couverte par deux champs de lieu, respectivement en rouge et en bleu. Les pics de décharge des deux cellules de lieu correspondantes sont représentés en	

haut de la figure par les lignes verticales rouges et bleues. L'activité encéphalographique montrant le rythme thêta dans l'hippocampe est représentée juste en dessous par la ligne noire. Le phénomène de précession de phase est observable sur les lignes verticales composées de tirets rouges. Chaque moment de décharge d'une même cellule de lieu est de plus en plus en avance sur un cycle d'oscillation du rythme thêta. B) Evènement replay. Le rat dort. L'activité encéphalographique de l'hippocampe, symbolisée par la ligne noire, montre l'augmentation spontanée et rapide de l'activité rythmique neuronale associée à l'activité d'une séquence de cellules de lieu. Cette séquence d'activations est similaire à celle ayant été réalisée lors du déplacement en A) mais sur un temps condensé.	141
Figure 16 : extrait de Whishaw et Wallace (2003), p115. Exemple de processus d'intégration de trajet pour un bateau naviguant en pleine mer. Les informations de vitesse et de temps associées à celles de direction et de changement de direction permettent d'inférer la position d'arrivée et donc la position dans l'environnement par rapport au point de départ.	144
Figure 17 : extrait de Buzsaki & Moser (2013). Parallèle entre les types de navigations, allocentrée et égocentrée, et les systèmes de mémoire déclarative, sémantique et épisodique.	146
Figure 18 : extrait de Hasselmo, Giocomo, Brandon, & Yoshida (2010). Modèle d'encodage et de récupération de trajectoires spatio-temporelles. A. Lors de l'encodage, le comportement de navigation génère l'activité des cellules de direction de la tête (HD cells) qui entraîne celle des cellules grilles (Grid cells) qui, à leur tour, génère l'activité des cellules de lieu (Place cells). La mémorisation de la trajectoire s'effectue via un renforcement des connexions entre une position spatiale (représentée par l'activité des cellules de lieu) et l'action réalisée à cette position (la vélocité : la vitesse linéaire et la direction du déplacement codée par la cellule de direction de la tête). B. Lors de la récupération, l'activité d'une cellule de lieu active la cellule de direction de la tête dont la connexion avait été renforcée lors de l'encodage. L'activation de cette cellule de direction de la tête active ensuite une autre cellule de lieu correspondant à une autre localisation spatiale via l'activité des cellules grilles.	151
Figure 19 : extrait de Worsley et al (2001). Principe de la tâche de complétion de triangle. À partir d'un point de départ (Start), les participants sont guidés sur la réalisation effective d'un trajet composé de deux segments linéaires (les segments x et y) et d'une rotation (θ). À partir de la position d'arrivée, les participants doivent retourner au point de départ. Pour cela, ils doivent effectuer la rotation selon l'angle correct (μ) et suivre le bon segment de trajet (z).	162
Figure 20 : extrait de Diwadkar & McNamara (1997). Illustration d'un effet d'alignement encodage-mémoire. A. Exemple d'environnement utilisé pour l'expérience. Les participants apprenaient les positions de six configurations d'objets différentes depuis une certaine orientation. Ils étaient ensuite interrogés sur différentes configurations d'objets et devaient indiquer s'ils les avaient apprises ou non. B. Temps de latence pour décider si la configuration a été vue lors de l'apprentissage en fonction de l'orientation de la configuration en test (sachant que l'orientation de la configuration apprise est considérée à 0°). C. Différences de temps de réponse en fonction de la distance angulaire entre la vue apprise et la vue présentée en test.	164
Figure 21 : extrait de Simons & Wang (1998). A) Illustration du dispositif expérimental utilisé dans l'expérience. Les participants apprennent la configuration de 5 objets depuis un point de vue. Un rideau est ensuite tiré pour cacher la configuration. Les participants peuvent alors soit se déplacer, soit ne pas bouger et la table peut soit tourner, soit ne pas bouger. Suite au délai, le rideau est tiré à nouveau et les participants doivent indiquer l'objet ayant été déplacé. B) Présentation des quatre conditions expérimentales en fonction du déplacement du participant et/ou de la table. C) Pourcentage de bonnes réponses en fonction du déplacement ou non du participant (viewing position) et de la similarité entre la vue à l'apprentissage et la vue en test.	165
Figure 22 : extrait de Farell & Robertson (1998). Temps de latence en fonction de l'amplitude de la rotation dans les conditions (A) contrôle et mise à jour, (B) contrôle et imaginer, (C) contrôle et ignorer.	168
Figure 23 : procédures utilisées dans A. Gomez, Rousset, & Baciú (2009), et B. Gomez, Cerles, Rousset, Lebas, & Baciú (2013).	179

<u>Figure 24</u> : procédure en fonction du type de tâche spatiale à réaliser. (1) Film d'environ 33 s, (2) suivi de la réapparition de la sphère à pointer. (3) Stratégie à employer en fonction de la tâche spatiale réalisée. ...	190
<u>Figure 25</u> : exemples de procédures expérimentales lors de la réalisation des doubles tâches. À gauche : procédure lors de la double tâche Rappel + Navigation. À droite : procédure lors de la double tâche Catégorisation + Carte.	202
<u>Figure 26</u> : procédure des tâches spatiales : mise à jour égocentrée (MJE), maintien égocentré (Ego) et tâche allocentrée (Allo). Chaque tâche se déroule en 3 étapes, une phase d'apprentissage des positions des objets, une phase de déplacement et de maintien en mémoire des informations spatiales, et une phase test au cours de laquelle les participants doivent indiquer l'objet ayant été déplacé.	210
<u>Figure 27</u> : A. Pourcentage de bonnes réponses à la tâche spatiale (et erreurs-type) en fonction de la phase expérimentale et de la condition spatiale. B. Temps de réaction (et erreurs-type) à la tâche spatiale en condition de double tâche, en fonction de la condition spatiale et de l'exactitude des réponses à la tâche de rappel.	213
<u>Figure Article 3.1</u> : Procedure of the experiment. The top part represents the spatial task procedure as function of the spatial condition (egocentric or allocentric). The bottom part represents the memory task procedure that participants had to simultaneously perform with the spatial tasks. The black arrows indicate the moment of the presentation of the word and the grey arrows the response deadline for participants (before the end of the rotation).	213
<u>Figure Article 3.2</u> : A: Mean percentage of correct responses and standard errors to the spatial task during the spatial training phase, as function of the spatial condition and the memory task. B: Mean percentage of correct responses and standard errors to the spatial task, during the double-task phase, as a function of the spatial condition and the memory task. C: Mean reaction time and standard errors to the memory tasks, during the double-task phase, as a function of the spatial condition and the memory task.	213
<u>Figure Article 4.1</u> : A: Mean angular errors and standard errors to the spatial task as a function of spatial conditions and the experimental phase (without vs. with source recall). B: Reaction times and standard errors to the spatial task as a function of spatial conditions and the experimental phase (without vs. with source recall). C: Reaction times and standard errors to the source recall task as a function of spatial conditions	213
<u>Figure Article 4.2</u> : A: Mean reaction time and standard errors in milliseconds (ms) to the spatial task as a function of rotation magnitude and experimental conditions. B: Mean angular pointing errors and standard errors in degree to the spatial task as a function of rotation magnitude and experimental conditions. SR = Source Recall.	213
<u>Figure 28</u> : extrait de Gomez, Rousset, Charnallet (2012). À gauche : procédure expérimentale utilisée dans l'expérience de Gomez et al (2012). Les participants apprennent le trajet dans deux conditions différentes (en haut) et restituent le trajet dans trois conditions différentes (en bas). À droite : résultats obtenus dans l'expérience de Gomez et al (2012). Erreurs d'angle lors de la restitution du trajet et z-scores correspondants. Le patient est déficitaire dès lors que des informations idiothétiques doivent être utilisées, que ce soit à l'apprentissage ou en récupération.	253
<u>Figure 29</u> : extrait de Lithfous et al. (2013). Performances dans différentes tâches spatiales chez les jeunes adultes (YNA) , chez les personnes âgées (ONA), chez les patients MCI (MCI) et chez les patients atteints d'une maladie d'Alzheimer (AD).	257
<u>Figure Article 5.1</u> : Material of the experiment. On the left side: Participant's position on the protractor in the room. On the left side: Overview of the experimental room with target elements marked by blue circles and the protractor in the middle of the room. Bold lines in the protractor indicate starting and arrival orientations.	257
<u>Figure Article 5.2</u> : extrait de Lithfous et al. (2013). Performances dans différentes tâches spatiales chez les jeunes adultes (YNA) , chez les personnes âgées (ONA), chez les patients MCI (MCI) et chez les patients atteints d'une maladie d'Alzheimer (AD).	257

<u>Figure Article 5.3:</u> On the left side: Mean errors in degrees and standard errors as a function of spatial conditions (control, updating and ignoring conditions) and groups (Controls, Preserved Spatial Updating (PSU) patients and Deficit Spatial Updating (DSU) patients. On the right side: Mean reactions in milliseconds and standard errors as a function of spatial conditions (control, updating and ignoring conditions) and groups (Controls, Preserved Spatial Updating (PSU) patients and Deficit Spatial Updating (DSU) patients.....	257
<u>Figure 30 :</u> modélisation de la proposition de Gomez et collaborateurs, s'insérant dans A. le modèle BBB, et B. le modèle d'Hasselmo. Les éléments de couleur orange représentent les ajouts de Gomez et collaborateurs. A. Dans le modèle BBB, il s'agit d'introduire un mécanisme de mémorisation permettant une fluence dans le processus de transfert Allo-Ego. B. Dans le modèle d'Hasselmo, le mécanisme de mémorisation est déjà présent, la proposition de Gomez et collaborateurs souligne alors la possibilité de phénomènes fluents puis de l'accès à une imagerie visuelle.....	296

Table des tableaux

<u>Table Article 1.1</u> : Mean Proportions (M), With Standard Errors (SE), of “Old”, “Remember” Responses as a Function of Item Status and Fluency	94
<u>Table Article 2.1</u> : Experiment 1’s results as a function of the type of environment (Env. A vs. Env. B). The mean proportion (and standard error) of the “old” (yes) responses are displayed associated with the level confidence (Sure vs. Unsure), Remember-Know (R vs. K) judgments as a function of item status (studied vs. unstudied), fluency (accelerated (acc) vs. non-accelerated (no-acc)) and item repetition (first presentation vs. second presentation). The “new” responses are provided as a function of the experimental conditions.....	104
<u>Table Article 2.2</u> : Experiment 2’s results. The mean proportion (and standard error) of “old” responses are displayed associated with the level confidence (Sure vs. Unsure), Remember-Know (R vs. K) judgments as a function of item status (studied vs. unstudied), fluency (accelerated (acc) vs. non-accelerated (no-acc)) and item repetition (first presentation/second presentation). The “new” responses are provided as a function of the experimental conditions.....	107
<u>Tableau 1</u> : Tableau synthétique des études de l’axe 1	127
<u>Tableau 2</u> : effet du contexte spatial d’encodage des mots en fonction de l’état de conscience associé (réponses R et K) sur les tâches de récupération (rappel libre, reconnaissance, rappel de source et binding). Les écart-types sont indiqués entre parenthèses.	195
<u>Tableau 3</u> : effet des variables Tâche mnésique (Catégorisation et Rappel de source) et Tâche spatiale (Allo et MJE) sur les performances mnésiques et spatiales. Les écart-types sont indiqués entre parenthèses.....	205
<u>Tableau 4</u> : tableau synthétique des études de l’axe 2	246
<u>Table Article 5.1</u> : Demographics	264
<u>Tableau 5</u> : résumé des questions posées, méthodes utilisées, principaux résultats et conclusions/interprétations aux études réalisées	282

Annexes

ANNEXE 1 : Test de mémoire épisodique écologique

RAPPEL INDICE ET RECONNAISSANCE SUR LE RDV

« Je vais maintenant vous poser des questions sur les différentes étapes du rendez-vous d'aujourd'hui, essayez de vous souvenir de ce qu'il s'est passé durant ce rdv avec précision. »

I- Sur l'arrivée :

1 **Rappel (Où) :** A quel endroit avez-vous attendu que l'on vienne vous chercher lorsque vous êtes arrivé ici ? /1

Reconnaissance :

A. Au fond du couloir ou B. Dans une pièce au milieu du couloir /1

2 **Rappel(Quoi) :** combien de personnes vous ont accueilli à votre arrivée ? /1
Entourer : 1 2 3

Reconnaissance : 2 ou 3 personnes vous ont accueilli ? /1

3 **Rappel (Quand) :** A quel moment les psychologues vous faisant passer l'étude se sont présentés ? /1

Reconnaissance : A. Lorsque l'on s'est rencontré ou B. Plus tard ? /1

II- Sur la première expérience

1 **Rappel (Où)** : Où était la première salle dans laquelle vous avez passé la première expérience ? /1

Reconnaissance : 2 descriptions en fonction des salles : A B /1

2 **Rappel (Quand)** : Combien de temps environ êtes-vous resté dans cette première salle /1

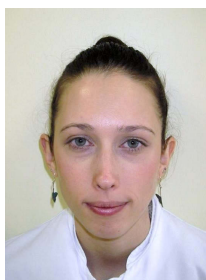
Reconnaissance : A. ¼ d'heure (Ludivine) ou B. 1 heure (Yanni) /1

3 **Rappel (Quoi)** : Qu'avez-vous fait dans cette salle, que deviez-vous faire ? /1

Reconnaissance : /1

- A. Vous avez lu des mots sur un ordinateur et lu un texte
- B. Vous avez fait plusieurs exercices et répondu à un questionnaire

4 **Reconnaissance (Visage)** : qui s'est occupé de vous avant moi ? /1



III- Sur la période de transition

1 **Rappel (Où)** : Comment sommes-nous allés de la 1^{ère} salle à la salle dans laquelle nous nous trouvons ? /1

2 **Rappel (Quand):** Pendant cette 2^{ème} expérience, à quel moment je vous ai offert un verre d'eau ? /1

3 **Rappel (Quoi) :** Est-ce que j'ai éteint quelque chose avant de commencer l'expérience ? Quoi ? /1

334

Cerles Mélanie

Née le 05/10/1986 (27 ans)

Nationalité française

Doctorante en Psychologie cognitive

Contacts :

Coordonnées professionnelles

Laboratoire de Psychologie et Neurocognition

Université Pierre Mendès-France

BP47 - 38040 Grenoble Cedex 9

Tel : +33 4 76 82 54 00 (poste : 23564)

Email : cerlesmelanie@gmail.com

Page web : http://webcom.upmf-grenoble.fr/LPNC/membre_melanie_cerles

Parcours universitaire

Position actuelle 2011/2015	ATER - Université Pierre Mendès France Doctorat en Psychologie cognitive (en cours) Laboratoire de Psychologie et Neurocognition (LPNC) Contrat doctoral avec mission d'enseignement à l'université Pierre Mendès France Bourse MENRT, école doctorale EDISCE <u>Titre</u> : Evaluation et développement d'un modèle de la mémoire épisodique reposant sur un codage égocentré avec mise à jour <u>Direction</u> : Stéphane Rousset	
2010/2011	Master 2 Recherche Neurocognition et cognition sociale Université Pierre Mendès France, Grenoble <u>Titre du mémoire</u> : Effets des processus spatiaux lors de l'encodage sur la récupération en mémoire épisodique : étude comparative des représentations égocentrée, allocentrée et égocentrée avec mise à jour. <u>Direction</u> : Stéphane Rousset & Alice Gomez	<i>Mention très bien</i>
2009/2010	Master 1 Psychologie Cognitive Université Pierre Mendès France, Grenoble <u>Titre du mémoire</u> : Effet d'interférence d'une représentation égocentrée sur une tâche de mémoire spatiale allocentrée. <u>Direction</u> : Stéphane Rousset & Alice Gomez	<i>Mention très bien</i>
2006/2009	Licence de Psychologie , Université Pierre Mendès France, Grenoble Diplôme National D'Art Plastique (DNAP) , ESAG, Grenoble	<i>Mention bien</i>
2004/2006	BTS Communication Visuelle (option graphisme, édition, publicité), Lycée la Martinière, Lyon	

Activités de recherche

Domaine de Recherche

Mots clés Mémoire épisodique, Traitement de l'espace, Référentiels spatiaux allocentré et égocentré, Navigation, Fluence, Remember-Know, Alzheimer

Collaboration scientifique :

- Annik Charnallet & Olivier Moreaud, service de neuropsychologie CMRR, CHU la Tronche : étude de patients atteints d'une maladie d'Alzheimer
- Marcella Perrone-Bertelotti & Monica Baciù (LPNC) : analyses IRMf en mémoire émotionnelle et création d'un protocole IRMf évaluant l'activité hippocampique de patients épileptiques

Productions scientifiques

Articles

- Cerles, M., & Rousset, S. (2012). Bias in self-motion perceived speed can enhance episodic memory. *Cognitive Processing*, 13, 121-124.
- Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S., Rémy, C., & Baciú, M. (2013). Ongoing egocentric spatial processing during learning of non-spatial information results in temporal-parietal activity during retrieval. *Frontiers in Psychology*.
- Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S., Le Bas, J.F., & Baciú, M. (2014). Egocentric-updating, rotation and allocentric processing during online spatial encoding: an fMRI study. *Frontiers in Human Neuroscience*.
- Cerles, M., Gomez, A., Guinet, E., & Rousset, S. (soumis). Fluency effect on remembering: the interplay of the retrieval setting and the reconstructive nature of recollection. *Memory and Cognition*.
- Cerles, M., Boudiaf, N., S., Pichat, C., Toescu, E., Baciú, M., & Perrone-Bertolotti, M. (soumis). I like so I encode! Toward a differential involvement of the Default Mode Network. *Brain and Cognition*.
- Cerles, M., Foester, F., & Rousset, S. (soumis). Egocentric processing interferes with recollection. *Acta Psychologica*.
- Cerles, M., Rousset, S., Brugnon, A., Morel, S., Moreaud, O., & Charnallet, A. (soumis). Dissociation between impaired and intact spatial updating ability in Alzheimer's disease. *Behavioral Brain Research*.
- Cerles, M., Guinet, E., & Rousset, S. (en préparation). Automatic ongoing spatial-updating with self-motion interferes with episodic memory.
- Cerles, M., Gomez, A., & Rousset, S. (en préparation). Task-irrelevant egocentric perception influences memory retrieval of allocentric information.

Communications scientifiques orales et symposiums

- Cerles, M., Brugnon, A., Rousset, S., Charnallet, A., & Moreaud, O. (2014). La mise à jour spatiale égocentrée : deux formes de déficits dans la maladie d'Alzheimer. Institut des Neurosciences de Grenoble, 11 Avril, Grenoble, France.
- Cerles, M., & Rousset, S. (2013). La conscience auto-noétique comme phénomène d'attribution : effet de la fluence lors de la construction d'un point de vue égocentré. 55ème congrès de la Société Française de Psychologie, 11-13 Septembre, Lyon, France.
- Cerles, M., Brugnon, A., Rousset, S., Charnallet, A., & Moreaud, O. (2013). Le traitement égocentré avec mise à jour dans la maladie d'Alzheimer : un ou des déficits ? Journée scientifique du laboratoire de Psychologie et Neurocognition, 27 Juin, Chambéry, France.
- Cerles, M., Brugnon, A., Rousset, S., & Charnallet, A. (2013). Je sais où je suis mais pas où je viens d'être : la question de la différence entre fonctionnement automatique et simulation dans un cadre incarné. Workshop Embodied Cognition, 18-19 Avril 2013, Grenoble.

Communications scientifiques affichées

- Cerles, M., & Rousset, S. (2013). Fluency effect on remembering: The interplay of self-motion perception and retrieval mode. International Symposium: Vision, Action and Concepts: Behavioral and neural basis of embodied cognition. 28-30 octobre, Lille, France.
- Cerles, M., Guinet, E., & Rousset, S. (2013). Biasing remembering: The effect of egocentric-updating fluency in episodic memory reconstruction process. 18th Conference of the European Society for Cognitive Psychology (ESCP), 29 Août -1 septembre, Budapest, Hongrie.
- Cerles, M., Brugnon, A., Rousset, S., Charnallet, A., & Moreaud, O. (2013). Exploration comportementale des déficits de mise à jour égocentrée dans la maladie d'Alzheimer. Journée de la Recherche médicale 2013, 7 juin, Grenoble, France.
- Cerles, M., Brugnon, A., Rousset, S., & Charnallet, A. (2013). Dissociation entre le fonctionnement simulé et en ligne de la mise à jour égocentrée dans la maladie d'Alzheimer. Journée scientifique de l'Ecole Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et l'Environnement, 29 Mai, Grenoble, France. *Prix du meilleur poster*.
- Cerles, M., & Rousset, S. (2012). Bias in self-motion perceived speed can enhance episodic memory. International Conference on Spatial Cognition (ICSC), 4-8 septembre, Rome, Italie.
- Cerles, M., Gomez, A., & Rousset, S. (2012). Effect of egocentric perception on an allocentric memory task. International Conference on Spatial Cognition (ICSC), 4-8 septembre, Rome, Italie.
- Cerles, M., Gomez, A., & Rousset, S. (2012). Can a specific fluency affect only episodic memory? The effect of self-motion fluency in paths recognition. International Conference of Psychology (ICP), 22-27 juillet, Cap Town, Afrique du sud.
- Cerles, M., & Rousset, S. (2012). Self-motion fluency enhances remembering attribution. Workshop Connecting philosophy and psychology on episodic memory, 7-8 juin, Grenoble, France.

- Cerles, M., & Rousset, S. (2012). Self-motion fluency has a specific effect on episodic memory. European Society for Cognitive and Affective Neuroscience (ESCAN), 9-12 mai, Marseille, France.

Communications orales de vulgarisation scientifique

- Cerles, M. & Klein-Koerkamp, Y. (2013). La mémoire. Fête de la science. 9 Octobre, Voiron.
- Cerles, M. (2013). Les neurosciences au service du traitement de la « déviance ». 26 Mars, Grenoble. *Conférence-débat dans le cadre du cycle de conférences débats Neuroscience-FiXions.*

Activités pédagogiques

Activité d'enseignement

2011/2014 Monitorat à l'Université Pierre Mendès France, Grenoble

Unité d'Enseignement	Niveau	Type	Heures équivalent TD	Contenu
1. Psychologie Cognitive	Licence 1	TD	60h	Introduction à la méthode expérimentale (VI, VD, hypothèse, lecture de résultats...)
2. Méthode de travail universitaire	Licence 1	TD	24h	Méthodes relatives aux travaux universitaires (prise de notes, fiche de lecture, rédaction...)
3. Méthodes des sciences de l'homme et de la société	Licence 1	TD	6h	Principe des méthodes corrélationnelles, expérimentales et quasi-expérimentales.
4. Analyse et interprétation des données	Licence 2	TD	24h	Approfondissement de la méthode expérimentale et de l'analyse des données (t de student & ANOVA)
5. Psychologie cognitive : mémoire	Licence 3	TD	60h	Modèles et études empiriques de la mémoire de travail et de la mémoire sémantique
6. Modèles de la mémoire	Master 1	CM	9h	Théories, paradigmes fondamentaux et évidences empiriques sur la mémoire épisodique
7. Planification et contrôle du mouvement. Référentiel spatial	Master 1	CM	9h	Théories et données empiriques sur la mémoire spatiale et les référentiels allocentré et égocentré
			192 h	

2009/2011 Tutorat d'accompagnement auprès d'étudiants en Licence 1 de Psychologie (Université Pierre Mendès France). Méthodes de travail universitaire pour la réussite en licence.

Co-encadrement de mémoire (avec Stéphane Rousset)

2013/2014 François Foester, étudiant en Master 1 Psychologie Cognitive
 Sophie Morel, étudiante en Master 2 Professionnel Neuropsychologie
 2012/2013 Anaïs Brugnion, étudiante en Master 2 Professionnel Neuropsychologie
 2011/2012 Marie-Pierre Bordaz, étudiante en Master 1 Psychologie Cognitive

Informations complémentaires

Responsabilités administratives & collectives

2012/2014 Représentante élue des doctorants au conseil de laboratoire du LPNC
 2011/2014 Représentante élue des doctorants moniteurs de l'Université Pierre Mendès France au service Doctoral pour la Formation, l'Initiation et l'Insertion professionnelles (DFI) de l'Université de Grenoble
 2014 Comité d'organisation du workshop jeunes doctorants TRACE, effectué à Montpellier en juin 2014

2013 Organisation du cycle de conférences « Neuroscience FiXions » avec Richard Monvoisin du collectif CorteX, cinq conférences de vulgarisation scientifique sur le thème des neurosciences, effectuées en Mars-Avril 2013, à Grenoble.

Compétences

Linguistiques Français (langue maternelle), Anglais (parlé, lu, écrit), Espagnol (notions)

Techniques Traitement de données comportementales et en IRMf (Excel, Statistica, SPM ; notions R, MatLab, SPSS)
Montage d'expérience (EPRIME)
Protocole d'enregistrement de mouvement (VICON)
Programmation d'environnements virtuels (programmation en langage VRML)
Traitement graphique (Photoshop, Illustrator, InDesign) et montage vidéo (After Effect)
Traitement acoustique (Audacity)
Traitement de texte (Word) et création de diaporama (Powerpoint)

Autre Attestation de Formation aux Premiers Secours (AFPS)

Stages & vacations

Clinique Stage en neuropsychologie (15j), Service CMRR, CHU Grenoble, Sabrina Ianuzzi, Mars-Avril, 2011
Art thérapie (5 jours), centre Genie Aubry, Échirolles, Sylvie Albrespi, août 2005

Recherche Vacation CNRS, Service CMRR & LPNC, Grenoble, Recherche de participants contrôles et passations de tests spatiaux dans le cadre d'un protocole expérimental évaluant des troubles spatiaux dans l'amnésie hippocampique. Mai, 2010

Formations suivies

Scientifique Initiation à MatLab (14h), Décembre 2013-Janvier 2014
Les modèles mixtes en statistique (4h), Décembre, 2012
Rédaction d'articles scientifiques en anglais (20h), Novembre-Décembre 2012
Formation en langage R sur l'analyse de données et statistiques (9h), Juin 2012
Formation SPM8 Pratique (27h), Aout 2011

Enseignement Se développer dans son métier d'enseignant (16h) Novembre 2011
Expression orale et prise de parole en public (16h), Novembre 2011
Introduction au métier d'enseignant-chercheur (24h), Décembre 2011
Encadrer efficacement des TD (8h), Avril 2012

Résumé

La mémoire épisodique donne la capacité de voyager mentalement dans son propre passé. En cela, elle permet de faire fi du temps qui passe pour pouvoir revivre des événements passés. Ce travail de thèse évalue l'hypothèse selon laquelle la mémoire épisodique et la sensation de revivre un événement passé (i.e., conscience auto-noétique) sont basées sur une fluence dans la reconstruction de l'épisode, reconstruction impliquant une mise à jour égocentrée. Cette proposition est développée dans le modèle de Gomez et collaborateurs (Gomez, Rousset & Baciú, 2009) qui propose que la mise à jour égocentrée permette de ré-instancier un point de vue spatialisé égocentré sur l'événement remémoré. Ce travail de thèse a amené de nouveaux arguments en faveur de ce modèle, en évaluant à la fois l'approche attributionnelle de la mémoire épisodique et le lien fonctionnel entre la mise à jour égocentrée en ligne et la mémoire épisodique. Une première série d'études met en évidence une influence de la fluence du processus de mise à jour égocentrée sur la conscience auto-noétique. L'augmentation artificielle de la fluence de mise à jour égocentrée, lors de la reconnaissance, augmente le sentiment de conscience auto-noétique et ce uniquement lorsque la reconnaissance implique une reconstruction. Une seconde série d'études permet de mettre en évidence un effet d'interférence du processus de mise à jour égocentrée en ligne sur la récupération épisodique. Actualiser sa position dans l'espace lors d'un déplacement a beau être un processus automatique, cela ralentit spécifiquement le rappel de source. Enfin, une étude impliquant des patients atteints de la maladie d'Alzheimer, met en évidence une dissociation entre les compétences en mise à jour égocentrée chez ces patients. Ces résultats sont discutés dans le cadre du modèle de Gomez et collaborateurs et en regard d'une conception incarnée et située de la cognition.

Mots-clés : Mémoire épisodique, Conscience auto-noétique, Mise à jour égocentrée, Déplacement de soi, Fluence, Reconstruction, Attribution, Interférence.

Abstract

Episodic memory makes it possible to mentally travel back in our own past; it breaks the law of the unidirectionality of time, and allows us to mentally relive past events. The main goal of this work was to investigate whether episodic memory and the subjective feeling of reliving a past event (i.e., auto-noetic consciousness) arise from the fluency of the reconstruction process of the event. This reconstruction would involve the process of egocentric spatial updating with self-motion. This hypothesis was first developed in Gomez and colleagues' model (Gomez, Rousset, & Baciú, 2009) that suggests that egocentric updating re-instances an egocentric spatial point of view on the remembered event. The present work brings additional behavioral evidences to this model by assessing both the conception of attributional episodic memory and the functional link between online egocentric updating with self-motion and episodic memory. A first set of studies showed that enhancing artificially the fluency of the egocentric updating process, during the recognition phase, increased auto-noetic consciousness. Moreover, such phenomenon only happened when recognition involved a reconstruction process. A second set of studies showed that performing an online egocentric updating with self-motion interfered with remembering. Although the updating of its own position though self-motion is automatic, it specifically slows down source recall. Finally, a last study showed a dissociation between preservations of and deficits of egocentric spatial updating abilities in patients suffering from Alzheimer's disease. The results of these studies are discussed in the context of Gomez and colleagues' model, and in terms of embodied and situated cognition.

Key words: Episodic memory, Auto-noetic consciousness, Egocentric spatial updating, Self-motion, Fluency, Reconstruction, Attribution, Interference.